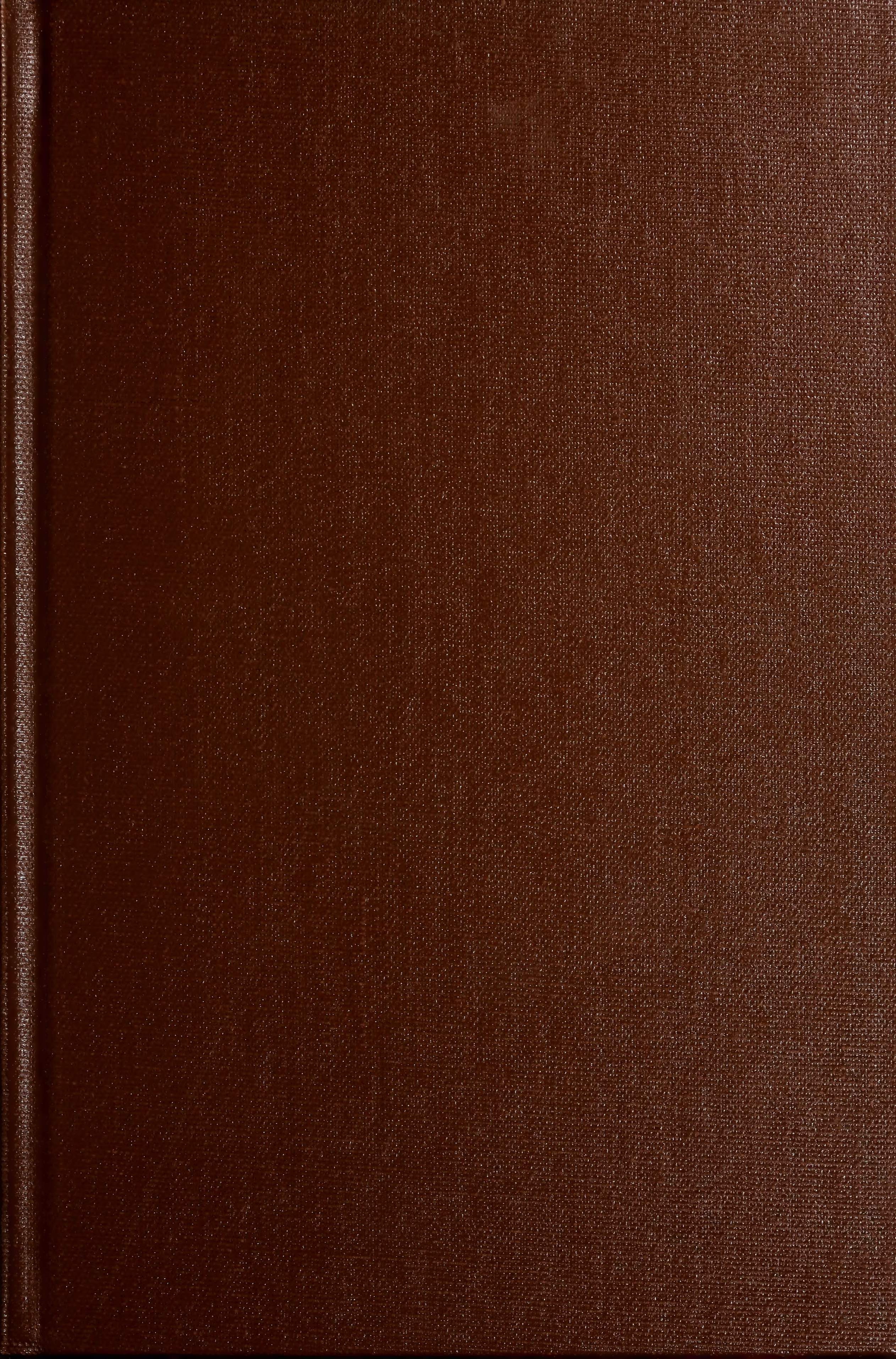
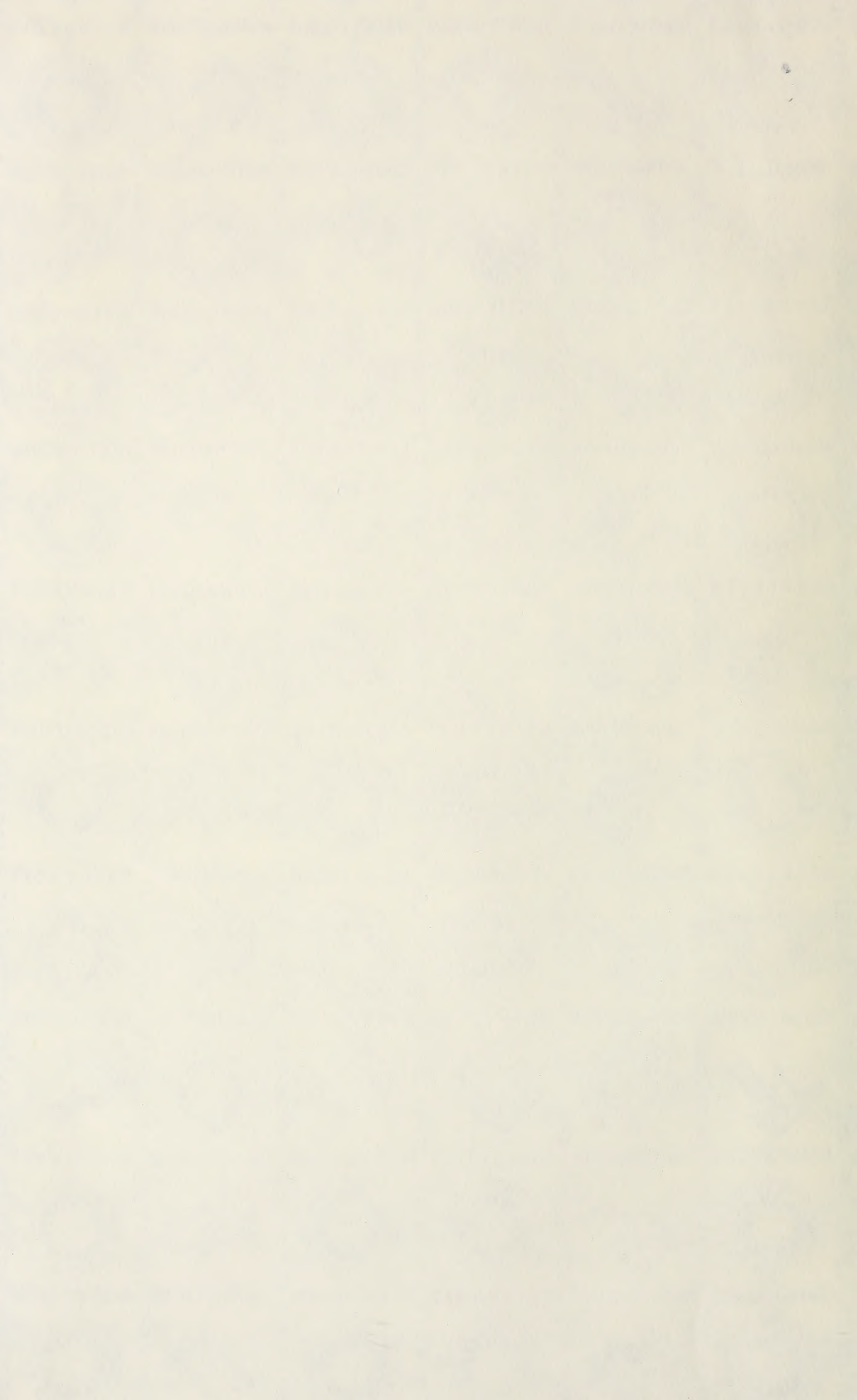



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON D.C.





ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Volume 46, 1981 ISSN 0044–3468

Mit 184 Abbildungen



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

Wissenschaftliche Originalarbeiten

ADVANI, R.: Seasonal fluctuations in the feeding ecology of the Indian false vampire, *Megaderma lyra lyra* (Chiroptera: Megadermatidae) in Rajasthan. – Jahreszeitliche Änderungen in der Futterzusammensetzung der indischen Falschen Vampirfledermaus, *Megaderma lyra lyra*, in Rajasthan 90

ASCHOFF, J.: Der Tagesgang der Körpertemperatur und der Sauerstoffaufnahme bei Säugetieren als Funktion des Körpergewichts. – The 24-h rhythm of body temperature and oxygen uptake in mammals as a function of body weight 201

CARLETON, M. D.: A survey of gross stomach morphology in Microtinae (Rodentia: Muroidea). – Eine Untersuchung der Magenformen von Microtinae (Rodentia: Muroidea) 93

CHAPMAN, D. I.; CHAPMAN, NORMA G.; KENNAUGH, J. H.: Development of the preputial gland of immature Fallow deer *(Dama dama* Linnaeus) with particular reference to puberty. – Entwicklung der Präputialdrüse von jungen Damhirschen *(Dama dama* Linnaeus) mit besonderer Berücksichtigung der Pubertät 322

DAHLBÄCK, M.; ANDERSSON, M.: Biology of the Wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, in southern Sweden. Part V. – Biologie des Wildkaninchens, *Oryctolagus cuniculus*, in Südschweden. Teil V. 280

DIETERLEN, F.; STATZNER, B.: The African rodent *Colomys goslingi* Thomas and Wroughton, 1907 (Rodentia: Muridae) – a predator in limnetic ecosystems. – Die afrikanische Waldbachmaus *Colomys goslingi* Thomas and Wroughton, 1907 (Rodentia: Muridae) – eine räuberisch lebende Art an Fließgewässern 369

DOLAN, PATRICIA G.; YATES, T. L.: Interspecific variation in *Apodemus* from the northern Adriatic islands of Yugoslavia. – Interspezifische Variation bei *Apodemus* von den nördlichen adriatischen Inseln Jugoslawiens 151

EISENTRAUT, M.: Ergänzende Untersuchungen am Gaumenfaltenmuster der Säugetiere. – Complementary studies on the pattern of palatal ridges in mammals 79

FISCHER, B. VON: Die Rolle des Prolaktins bei der Trächtigkeit des Rehes *(Capreolus c. capreolus).* – The importance of prolactin in the gestation of the roe deer *(Capreolus c. capreolus)* 259

Gębczyński, M.: The oxygen consumption in growing Fat dormice, *Glis glis.* – Altersabhängigkeit im Sauerstoffverbrauch bei jungen Siebenschläfern *(Glis glis)* 289

GEMMEKE, H.; NIETHAMMER, J.: Die Waldmäuse *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* vom Monte Gargano (Süditalien). – The long-tailed field mice *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* from Monte Gargano (South-Italy) 162

GENOUD, M.; VOGEL, P.: The activity of *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae) in the field and in captivity. – Die Aktivität von *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae) im Freiland und in Gefangenschaft 222

GROVES, C. P.: Subspecies and clines in the Springbok *(Antidorcas).* – Unterarten beim Springbock *(Antidorcas)* 189

HÄUSSLER, URSEL; MÖLLER, EVELYN; SCHMIDT, U.: Zur Haltung und Jugendentwicklung von *Molossus molossus* (Chiroptera). – Juvenile development and laboratory care of *Molossus molossus* (Chiroptera) 337

HUTTERER, R.; HÜRTER, T.: Adaptive Haarstrukturen bei Wasserspitzmäusen (Insectivora, Soricinae). – On adaptive hair structures in water shrews (Insectivora, Soricinae) 1

JANKOV, P.; APFELBACH, R.: Zur altersabhängigen Lerngeschwindigkeit weiblicher Laborratten. – Age dependent learning speed of female laboratory rats 284

JOERMANN, G.; SCHMIDT, U.: Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus.* Teil II. – Echolocation in the common vampire bat, *Desmodus rotundus.* Part II 136

KAYANJA, F.I.B.; SCHLIEMANN, H.: Sebaceous glands of the anal sacs of *Genetta tigrina* (Schreber, 1778). – Die Talgdrüsen der Analbeutel von *Genetta tigrina* (Schreber, 1778) . . . 26

KOLB, A.: Entwicklung und Funktion der Ultraschallaute bei den Jungen von *Myotis myotis* und Wiedererkennung von Mutter und Jungem. – Development and function of the ultrasonic sounds of infant bats *(Myotis myotis)* and recognition between mother and infant 12

KRUUK, H.; DE KOCK, LIL: Food and habitat of badgers *(Meles meles* L.) on Monte Baldo, northern Italy. – Nahrung und Habitat vom Dachs *(Meles meles* L.) am Monte Baldo, Norditalien 295

LEUTHOLD, W.: Contact between formerly allopatric subspecies of Grant's gazelle *(Gazella granti* Brooke, 1872) owing to vegetation changes in Tsavo National Park, Kenya. – Kontakt zwischen vormals allopatrischen Unterarten der Grantgazelle *(Gazella granti* Brooke, 1872) infolge von Vegetationsveränderungen im Tsavo-Nationalpark, Kenia 48

MAIA, VILNA; LANGGUTH, A.: New karyotypes of Brazilian Akodont rodents with notes on taxonomy. – Neue Karyotypen von akodonten Rodentia aus Brasilien und Anmerkungen zur Taxonomie 241

MAJLUF, PATRICIA; TRILLMICH, F.: Distribution and abundance of sea lions *(Otaria byronia)* and fur seals *(Arctocephalus australis)* in Peru. – Verbreitung und Häufigkeit des Seelöwen *(Otaria byronia)* und Seebären *(Arctocephalus australis)* in Peru 384

MYERS, P.: Observations on *Pygoderma bilabiatum* (Wagner). – Beobachtungen an *Pygoderma bilabiatum* (Wagner) 146

NEAL, B. R.: Reproductive biology of the unstriped grass rat, *Arvicanthis*, in East Africa. – Die Fortpflanzungsbiologie der Kusu-Grasratte, *Arvicanthis*, in Ostafrika 174

NEUHAUS, W.: Die Bedeutung des Schnüffelns für das Riechen des Hundes. – The importance of sniffing for the olfaction of the dog 301

PULLIAINEN, E.: Winter diet of *Felis lynx* L. in SE Finland as compared with the nutrition of other northern lynxes. – Zur Winterernährung von *Felis lynx* L. im südöstlichen Finnland im Vergleich mit der Nahrung von anderen nördlichen Luchsen 249

REICHHOLF, J.; ESSER, J.: Daten zur Mortalität des Igels *(Erinaceus europaeus)*, verursacht durch den Straßenverkehr. – Road mortality of hedgehogs *(Erinaceus europaeus)* 216

RIEGER, I.; PETERS, G.: Einige Beobachtungen zum Paarungs- und Lautgebungsverhalten von Irbissen *(Uncia uncia)* im Zoologischen Garten. – Observations on the mating and vocal behaviour of snow leopards *(Uncia uncia)* in zoological gardens 35

SCHMIDT, U.; JOERMANN, G.: Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*. Teil I. – Echolocation in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. Part I 129

STRAUSS, F.: Probleme der Ovo-Implantation bei den Säugetieren. – Ovo–implantation problems of the mammals 65

THALER, L.; BONHOMME, F.; BRITTON-DAVIDIAN, JANICE; HAMAR, M.: The House mouse complex of species: Sympatric occurrence of biochemical groups *Mus* 2 and *Mus* 4 in Rumania. – Der Artenkreis der Hausmaus: Sympatrie der biochemischen Gruppen *Mus* 2 und *Mus* 4 in Rumänien 169

THENIUS, E.: Zur stammesgeschichtlichen Herkunft von *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas (Suidae, Mammalia). – On the origin of the giant forest hog *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas (Suidae, Mammalia) 108

THENIUS, E.: Bemerkungen zur taxonomischen und stammesgeschichtlichen Position der Gibbons (Hylobatidae, Primates). – Remarks upon the taxonomic and phylogenetic position of gibbon and siamang (Hylobatidae, Primates) 232

TIBA T.: Jahreszeitliche Schwankung der Spermatogenese des Japanischen Makaken *(Macaca fuscata)* in Gefangenschaft, insbesondere im Vergleich mit freilebenden Gruppen. – Annual fluctuations in the spermatogenesis of captive Japanese Monkeys *(Macaca fuscata)*, especially in a comparison with free-rangig troops 352

TRILLMICH F.; MAJLUF, PATRICIA: First observations on colony structure, behavior, and vocal repertoire of the South American Fur Seal *(Arctocephalus australis* Zimmermann, 1783) in Peru. – Erste Beobachtungen über Koloniestruktur, Verhalten und Lautrepertoire des Südamerikanischen Seebären *(Arctocephalus australis* Zimmermann, 1783) in Peru 310

VIRO P.; MIKKOLA, H.: Food composition of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 in Finland. – Die Zusammensetzung der Nahrung des Marderhundes *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 in Finnland 20

WÖHRMANN-REPENNING, ANGELA: Die Topographie der Mündungen der Jacobsonschen Organe des Kaninchens *(Oryctolagus cuniculus)* unter funktionellem Aspekt. – The functional topography of the orifices of Jacobson's organs in the rabbit *(Oryctolagus cuniculus)* 273

ZEGEREN, K. VAN; OORTMERSSEN, G. A. VAN: Frontier disputes between the West- and East-European house mouse in Schleswig-Holstein, West Germany. – Grenzstreitigkeiten zwischen der west- und der ost-europäischen Hausmaus in Schleswig-Holstein, Bundesrepublik Deutschland 363

Wissenschaftliche Kurzmitteilungen

BÜLOW, B. VON: Sumpfspitzmaus in Gewöllen aus Bütow/Pommern, 1975. – *Neomys anomalus* found in owl pellets from Bytow, Pomerania 1975 122

CASINOS, A.: On the distribution of *Globicephala melaena* (Traill, 1804) (Cetacea, Delphinidae) in the south-west Atlantic. – Über die Verbreitung von *Globicephala melaena* (Traill, 1804) (Cetacea, Delphinidae) im südwestlichen Atlantik 268

GEMMEKE, H.: Albuminunterschiede bei Wald- und Gelbhalsmäusen (*Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis*, Mammalia, Rodentia) auch in getrockneten Muskeln und Bälgen elektrophoretisch nachweisbar. – Albumin differences in the long-tailed field mice and yellow-necked field mice (*Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis*, Mammalia, Rodentia) electrophoretically determined in dry muscles and skin 124

HELLE, T.: Observations of hider-like mother-infant behaviour in the semidomestic reindeer, *Rangifer tarandus tarandus* L. in northern Finland. – Beobachtungen über abliegerähnliches Mutter-Kalb-Verhalten beim Ren (*Rangifer tarandus tarandus* L.) in Nord-Finnland 333

JÜDES, U.: Some notes in population density of *Micromys minutus* in a secondary biotope. – Einige Anmerkungen zur Populationsdichte von *Micromys minutus* in einem Sekundärbiotop 266

KALTWASSER, MARIA-TH.; SCHNITZLER, H.-U.: Echolocation signals confirmed in rats. – Echoortungslaute für Ratten bestätigt 394

MÄKELÄ, A.; VIRO, P.: Two colour mutants of the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) in Central Finland. – Zwei Farbmutanten der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) in Mittelfinnland 264

ROBINEAU, D.; RANCUREL, P.: Sur deux spécimens du genre *Kogia* (Cetacea, Physeteridae) en Nouvelle-Calédonie. – On two specimens of the genus *Kogia* (Cetacea, Physeteridae) from New Caledonia 56

SKARÉN, U.: Listeriosis killing wood lemmings, *Myopus schisticolor* Lilljeborg. – Listeriose tötet Waldlemminge, *Myopus schisticolor* Lilljeborg 395

SPRINGHORN, R.; KACHEL G.: Erster Lebendnachweis der Etruskerspitzmaus (Insectivora, Soricidae) auf Kreta. – First living record of the Pygmy white-toothed shrew (Insectivora, Soricidae) from Crete 55

WASON, ANIL; MISRA, S. D.: Observations on the directional differences in homing ability of the rat-tailed bat, *Rhinopoma microphyllum* (Brunnich). – Beobachtungen über Unterschiede im Heimfindevermögen der Mausschwanz-Fledermaus *Rhinopoma microphyllum* (Brunnich) 331

Bekanntmachungen

Seiten 59, 335, 396

Buchbesprechungen

Seiten 60, 125, 197, 272, 335, 398

ISSN 0044–3468 / InterCode: ZSAEA7 46 (1–6) 1–400 (1981)

Vol. 46 (1), 1–64, Februar 1981 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Hutterer, R.; Hürter, T.: Adaptive Haarstrukturen bei Wasserspitzmäusen (Insectivora, Soricinae). – On adaptive hair structures in water shrews (Insectivora, Soricinae) 1

Kolb, A.: Entwicklung und Funktion der Ultraschallaute bei den Jungen von *Myotis myotis* und Wiedererkennung von Mutter und Jungem. – Development and function of the ultrasonic sounds of infant bats (*Myotis myotis*) and recognition between mother and infant 12

Viro, P.; Mikkola, H.: Food composition of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 in Finland. – Die Zusammensetzung der Nahrung des Marderhundes *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 in Finnland 20

Kayanja, F.I.B.; Schliemann, H.: Sebaceous glands of the anal sacs of *Genetta tigrina* (Schreber, 1778). – Die Talgdrüsen der Analbeutel von *Genetta tigrina* (Schreber, 1778) 26

Rieger, I.; Peters, G.: Einige Beobachtungen zum Paarungs- und Lautgebungsverhalten von Irbissen (*Uncia uncia*) im Zoologischen Garten. – Observations on the mating and vocal behaviour of snow leopards (*Uncia uncia*) in zoological gardens 35

Leuthold, W.: Contact between formerly allopatric subspecies of Grant's gazelle (*Gazella granti* Brooke, 1872) owing to vegetation changes in Tsavo National Park, Kenya. – Kontakt zwischen vormals allopatrischen Unterarten der Grantgazelle (*Gazella granti* Brooke, 1872) infolge von Vegetationsveränderungen im Tsavo-Nationalpark, Kenia 48

Wissenschaftliche Kurzmitteilungen

Springhorn, R.; Kachel, G.: Erster Lebendnachweis der Etruskerspitzmaus (Insectivora, Soricidae) auf Kreta. – First living record of the Pygmy white-toothed shrew (Insectivora, Soricidae) from Crete 55

Robineau, D.; Rancurel, P.: Sur deux spécimens du genre *Kogia* (Cetacea, Physeteridae) en Nouvelle-Calédonie. – On two specimens of the genus *Kogia* (Cetacea, Physeteridae) from New Caledonia 56

Bekanntmachung 59

Buchbesprechungen 60



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 46 (1981) 1, 1–64
InterCode: ZSAEA 7 46 (1), 1–64 (1981)

Mit 1 Beilage des Verlages Paul Parey

Adaptive Haarstrukturen bei Wasserspitzmäusen (Insectivora, Soricinae)

Von R. Hutterer und T. Hürter

Eingang des Ms. 21. 2. 1980

Abstract

On adaptive hair structures in water shrews (Insectivora, Soricinae)

Studied the fine structure of different hair types in most of the world's water shrew species (genera *Sorex*, *Neomys*, *Chimarrogale* and *Nectogale*) by light and scanning electron microscopy. *Nectogale elegans*, the most specialized water shrew, shows the most complex structures in the H-shaped profile of the awn hairs. The number of ridges in a hair groove increases and differs significantly in hair samples of *Neomys*, *Chimarrogale* and *Nectogale*. The H-shaped profile – present as well in terrestrial members of the Soricinae – is modified in water shrews, those modifications probably being an adaptation to aquatic life. The bristles of hands and feet were also studied. There exist considerable differences in the structure of the bristles between *Chimarrogale himalayica* and *C. platycephala*, and also between the other species dealt with.

Einleitung

Die Spitzmäuse (Fam. Soricidae) haben seit ihrer beginnenden Radiation im Miozän (Repenning 1967) zahlreiche Lebensformtypen hervorgebracht. Die ungefähr 21 rezenten Gattungen enthalten zumeist bodenlebende, wenig spezialisierte Arten; andere *(Anourosorex, Myosorex, Paracrocidura, Solisorex)* sind an das Graben im Erdreich angepaßt; 3 Gattungen *(Neomys, Chimarrogale, Nectogale)* enthalten ausschließlich wasserlebende Arten, 2 andere *(Soriculus, Sylvisorex)* zum Teil kletternde Formen. Die holarktische Gattung *Sorex* ist in der Paläarktis nur mit terrestrischen Arten vertreten, in der Nearktis aber, wo *Neomys*, *Chimarrogale* und *Nectogale* fehlen, auch mit 2 aquatilen Arten, *Sorex palustris* und *S. bendirii*. In der Gattung *Sorex* haben sich damit nearktische Formen entwickelt, die in Phänotyp und Lebensweise der paläarktischen *Neomys* entsprechen.

Die hier in ihrer Gesamtheit als ,,Wasserspitzmäuse" bezeichneten Formen stellen mit etwa 9 bis 12 Arten nur 5% des Artenbestandes der Soricidae dar; bemerkenswerterweise fallen sie alle in die Unterfamilie Soricinae, worauf kürzlich Vogel und Besançon (1979) hinwiesen. Es ist seit langem bekannt, daß diese Formen als Anpassung an ihre aquatile Lebensweise besondere morphologische Strukturen besitzen: Schwimmborsten an den Vorder- und Hinterfüßen, Borstenkiele am Schwanz, und Schwimmhäute (nur *Nectogale*). Diese Strukturen verbessern den Vortrieb (Schwimmborsten und -häute) oder dienen der Steuerung und Lagestabilisierung (Schwanzkiel). Appelt (1973) entdeckte im Körperhaar von *Neomys fodiens* eine weitere Struktur, die möglicherweise erklärt, weshalb Wasserspitzmäuse beim Schwimmen und Tauchen (Abb. 1) nicht naß werden. Die Haarspitzensegmente von *Neomys fodiens* weisen beiderseits eine Längsrinne auf, die dem Haarquerschnitt ein H-Profil gibt. Auf den Innenkanten der Rinnen sind beim quer geschnittenen Haar feine Vorsprünge sichtbar, die von Appelt (1973) als ,,Innenzahnung" bezeichnet wurden; dieser Autor äußerte zugleich die Vermutung, daß diese Strukturen eine Funktion bei der auffälligen Retention von Luftbläschen haben. Elektronenoptische Untersuchungen durch Vogel und Köpchen (1978) haben anschließend ergeben, daß die Rinnen von Schräg-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4601-0001 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 1–11

ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

leisten durchzogen werden, die im Querschnitt als ,,Zähnchen" in Erscheinung treten. Nach ihren Befunden tritt das H-Profil nur in den Grannenhaaren auf, dort aber bei allen untersuchten Arten der Unterfamilie Soricinae, während es bei den untersuchten Vertretern der Crocidurinae ausnahmslos fehlt. Das H-Profil ist demnach nicht auf die aquatilen Formen beschränkt, sondern ist in einfacher Ausprägung auch bei bodenlebenden Arten vorhanden. Die Vermutung liegt also nahe, das H-Profil sei als Präadaptation bei den Vorfahren der rezenten Soricinae schon vorhanden gewesen und habe dann später in einigen Gattungen adaptive Veränderungen erfahren. Diese Frage wollen wir in dieser Arbeit untersuchen.

Doch zunächst ein kurzer Überblick über die Verbreitung und Lebensweise der Wasserspitzmäuse der Welt:

Sorex palustris Richardson, 1828

Verbreitung: Westen und Nordosten der USA und Kanada nordwärts bis Alaska (Hall und Kelson 1959; Banfield 1974). *Lebensweise:* Die Amerikanische Wasserspitzmaus lebt an kalten, schnellfließenden Bächen; ihre Nahrung besteht zu 50% aus Wasserinsekten, auch kleine Fische werden gefressen (Conaway 1952; Sorenson 1962).



Abb. 1. Schwimmen und Tauchen einer *Neomys fodiens* im Aquarium. Im Fell bleibt ein ,,Luftkissen" zurück

Sorex bendirii (Merriam, 1884)

Verbreitung: Westküste der USA (Washington, Oregon, Kalifornien) und Britisch Kolumbien, Kanada (Hall und Kelson 1959). *Lebensweise:* Die Art lebt in Sümpfen und Marschgebieten (Ingles 1965), ihre Nahrung besteht aus Bodenarthropoden und Wasserinsekten (Pattie 1969, 1973).

Neomys fodiens (Pennant, 1771)

Verbreitung: Europa und nördliche Paläarktis (Corbet, 1978). *Lebensweise:* Die Europäische Wasserspitzmaus lebt überall an Teichen und Bächen. Sie ernährt sich von Wasserinsekten, Schnecken und Fischen (Niethammer 1977, 1978; Kraft und Pleyer 1978).

Neomys anomalus Cabrera, 1907

Verbreitung: Zentrales und südliches Europa, nach Osten bis zum Kaukasus und Fluß Don (Corbet 1978). *Lebensweise:* Wie vorige Art an Wasser gebunden, der Anteil von Landinsekten in der Ernährung ist etwas größer als bei *N. fodiens* (Niethammer 1978).

Neomys schelkovnikovi Satunin, 1913

Verbreitung: Armenien und Georgien (Corbet 1978). Der systematische Status dieser Form ist unsicher.

Chimarrogale[1] Anderson, 1877

Verbreitung und *Systematik*: Die Gattung *Chimarrogale* ist von Kashmir bis Japan und Sumatra, Borneo und Taiwan verbreitet (Jones und Mumford 1971). Die in dieser Gattung enthaltene Zahl von Arten ist nicht sicher bekannt. Harrison (1958) unterscheidet 8 Arten, Jones und Mumford (1971) unterscheiden 2 Arten, *C. himalayica* und *C. styani*, sie gehen jedoch nicht näher auf die Formen in Malaya, Sumatra und Borneo ein. Auf jeden Fall fassen sie die Formen des Himalaya, Fukiens und Japans zu einer Art, *C. himalayica*, zusammen und folgen damit Ellerman und Morrison-Scott (1966), ein Standpunkt, der auch von Corbet (1978) vertreten wird. Wir betrachten aufgrund eigener Untersuchungen mit Harrison (1958) die japanische Wasserspitzmaus als eigene Art, *C. platycephala*. *Lebensweise:* Lebt an strömenden Gewässern, sonst wenig bekannt. Über die Ernährung der japanischen Wasserspitzmaus berichtet Fujiwara (1959, wörtliche Übersetzung aus dem Japanischen): ,,Sie fressen Larven von Eintagsfliegen und Libellen. Sie fressen geschickt Flußkrebse, ohne von ihnen mit der Schere verletzt zu werden. Sie bringen sie auf große Steine und teilen den Kopf-Brustteil vom Bauchteil und fressen nur die Innereien. Für Zuchtfische sind sie fürchterliche Feinde, sie beißen Fische an, die mehrfach größer sind als sie selbst, oder sie fressen die Augen heraus und verletzen viele Fische".

Nectogale Milne-Edwards, 1870

Verbreitung und *Systematik*: Die Gattung enthält nur eine Art, *Nectogale elegans*, mit einer Unterart, *sikhimensis*. Sie lebt am Süd- und Ostrand des Himalaya von Nepal (Mitchell 1977), Sikkim, Bhutan, Burma, Tibet bis Szechwan, Shensi und Yunnan in China (Ellerman und Morrison-Scott 1966). *Lebensweise:* Die Tibetische Wasserspitzmaus lebt in den Gebirgsströmen des Himalaya (Tate 1947), sonst wenig Informationen, da die Art sehr selten ist. Ernährung unbekannt, Fischnahrung wird vermutet (z. B. Vaughan 1978:87, ,,feeds primarily on fish").

Material und Methoden

Wir untersuchten Bälge und Alkoholstücke folgender Arten: *Sorex araneus* (terrestrische Vergleichsart, ZFMK), *S. bendirii* (1 CDP, 1 AMNH), *S. palustris* (1 NMW, 1 ZFMK), *Neomys fodiens, N. anomalus* (ca. 100 ZFMK), *Chimarrogale platycephala* (1 ZFMK), *C. himalayica* (3 ZFMK), *Nectogale elegans sikhimensis* (1 AMNH); das Material entnahmen wir den Sammlungen American Museum of Natural History (= AMNH), New York, Collection Donald Pattie, Toronto (= CDP), Naturhistorisches Museum Wien (= NMW) und Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (= ZFMK). R. Hutterer sah Serien von *Chimarrogale* und *Nectogale* im British Museum (Natural Histo-

[1] Die Schreibweise des Gattungsnamens folgt Anderson (1877:262); in den Listen von Ellerman und Morrison-Scott (1966:87) und Corbet (1978:31) wird diese Gattung durchgehend falsch geschrieben.

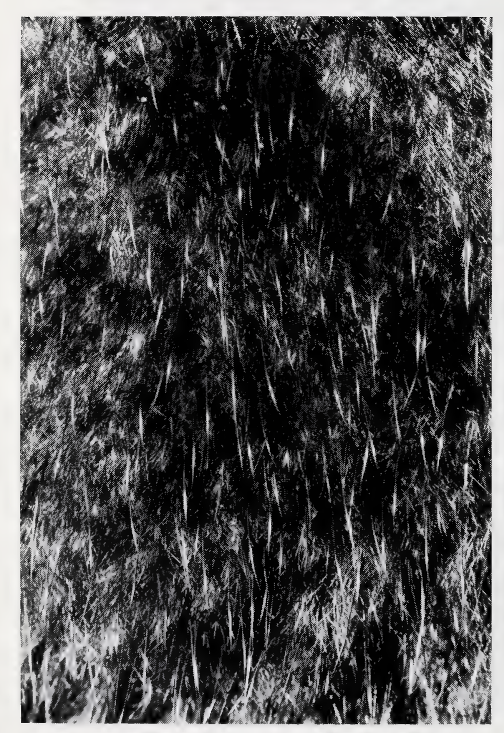
ry), London. Für mikroskopische Untersuchungen entnahmen wir mit einer Pinzette kleine Haarproben aus dem Rückenfell und in einigen Fällen von der Fuß- und Schwanzbeborstung. Die Proben wurden in einem Isopropanol-Äther-Gemisch (1 : 50) gewaschen, getrocknet und in Styrol-Methacrylat eingebettet. Herstellung und Polymerisation des Einbettungsgemisches erfolgte gemäß den Vorschlägen von Stockem und Komnick (1970). Nach zweimonatiger Lagerung wurden die Haare am Reichert Om U 3 in 1 μm dicke Schnitte zerlegt, sofort auf Objektträger übertragen, sodann in einer xyloldampfgesättigten Atmosphäre bei 60 °C gestreckt und in Eukitt eingedeckt. Ihre Dokumentation erfolgte am Leitz Dialux-Mikroskop mit Ilford Pan F 17 Film. Die rasterelektronenmikroskopische Analyse wurde an Haaren durchgeführt, die in der beschriebenen Weise eingebettet und geschnitten worden waren. Nach dem Herauslösen des Einbettungsgemisches wurden sie auf Objekttische übertragen und in einer Leitz Sputteranlage 214 mit Gold bedampft. Die Betrachtung erfolgte mit Hilfe eines Stereoscans Mark 2 A (Fa. Cambridge). Die Arten *Sorex araneus*, *Neomys fodiens* und *N. anomalus* wurden lebend gehalten und beim Schwimmen beobachtet.

Ergebnisse

Körperfärbung und Haarkleid

Die Wasserspitzmäuse weisen in der Mehrheit eine dunkle Rückenfärbung und eine helle Bauchfärbung auf, es gibt Ausnahmen. *Neomys* ist unterseits grauweiß, *Chimarrogale* und *Nectogale* verwaschen grau gefärbt. *Sorex bendirii* ist rundum dunkelbraun, nur eine von 3 Unterarten, *S. b. albiventer*, hat einen weißen Bauch. *Sorex palustris* ist unterseits weißgrau gefärbt, schwarzbäuchige Individuen kommen vor.

In Übereinstimmung mit Vogel und Köpchen (1978) unterscheiden wir 3 verschiedene Haartypen im Fell der Spitzmäuse: Leithaare, Grannenhaare und Wollhaare. Die Leithaare weisen keine Knicke auf und ragen weit aus dem Fell heraus. Bei den Wasserspitzmäusen sind sie meist arm an dunklem Pigment, weshalb sie sich deutlich gegen das dunkle Rückenfell abheben. Am auffälligsten sind sie bei *Chimarrogale* (Abb. 2) und *Nectogale* ausgebildet.



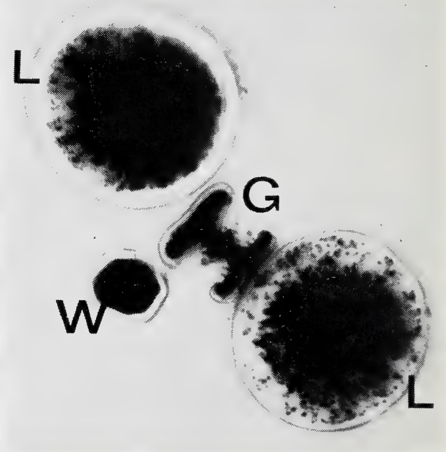


Abb. 2. Ausschnitt aus dem Rückenfell von *Chimarrogale himalayica* (Balg ZFMK 50 200, Fukien, China). Die langen Leithaare weisen mit ihrer Spitze nach hinten (im Bild unten). – *Abb. 3.* Querschnitte durch zwei Leithaare (L), ein Grannenhaar (G) und ein Wollhaar (W) von *Neomys fodiens.* (Vergr. 1000-fach)

Am Rumpfende sind sie besonders lang und zahlreich; ihre Präsenz im Rückenfell ist variabel und scheint nach den Bälgen im British Museum mit dem Haarwechsel in Beziehung zu stehen. Am Rumpfende sind sie jedoch immer vorhanden. Die Spitzen der Leithaare weisen gleichmäßig nach hinten. Im Querschnitt (Abb. 3) sind Leithaare rund und verhältnismäßig dick.

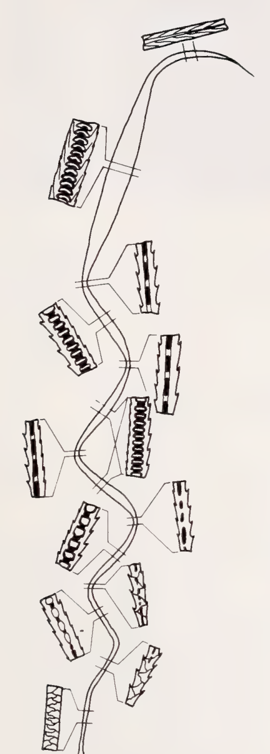


Abb. 4. Schematische Darstellung lichtmikroskopisch sichtbarer Feinstrukturen entlang eines Grannenhaares. (Basiert auf *Chimarrogale platycephala*, ZFMK 58251, Hiroshima, Japan). An der Haarbasis sind die Cuticula-Schuppen, sonst die im Durchlicht erkennbaren Strukturen, dargestellt. (Umgezeichnet nach einem Entwurf von H. APPELT)

Die Grannenhaare sind gewellt; sie weisen bis zu 6 Knickstellen auf und enden in einer Granne, die 20–25% der Haarlänge ausmacht. Die Granne endet in einer fein ausgezogenen Spitze, die entweder gerade ausläuft oder leicht gebogen ist. Die Grannenfahnen sind alle kaudad ausgerichtet, sie bilden den äußeren Abschluß des Fells. Das lichtmikroskopische Bild eines Grannenhaares ist sehr vielgestaltig. Vom Haarschaft bis zur Haarspitze ändert sich sowohl die Form der Deckschuppen als auch die Größe und Häufigkeit der lufthaltigen Markzellen. Abb. 4 zeigt das exemplarisch für ein Grannenhaar von *Chimarrogale platycephala*. Die breite Grannenfahne weist bei lichtmikroskopischer Betrachtung eine Schrägstreifung auf (vgl. VOGEL und KÖPCHEN 1978, und Abb. 4), der im REM-Bild feine Schrägleisten, die die U-förmigen Vertiefungen beiderseits des Haares auskleiden (Abb. 5), entsprechen. Auf dem Querschnitt (Abb. 6) erscheinen sie als feine Vorsprünge, die wir im folgenden als ,,Zähnchen" bezeichnen.

Die Wollhaare besitzen weder eine Granne noch Rinnen. Sie sind wie die Grannenhaare gewellt; es fehlt jedoch ein verlängertes Spitzensegment. Im Querschnitt (Abb. 3) sind die Wollhaare rund, oval oder vieleckig. Sie werden im Folgenden nicht weiter betrachtet.

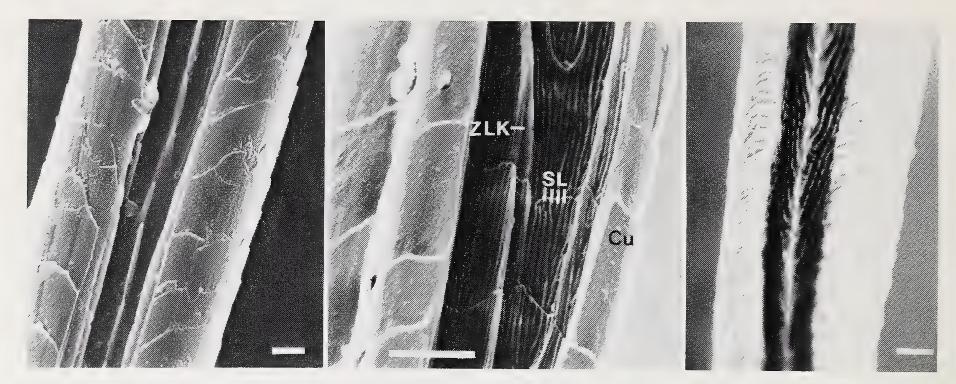


Abb. 5. Detailaufnahmen von Grannen mit Blick in eine Längsrinne, sichtbar sind der zentrale Längskamm (ZLK) und die Schrägleisten (SL), die äußere Cuticula (Cu) ist weitgehend glatt. Links: *Sorex bendirii;* Mitte: *Chimarrogale himalayica*: rechts: *Nectogale elegans*. (Balkenlänge 5 μm)

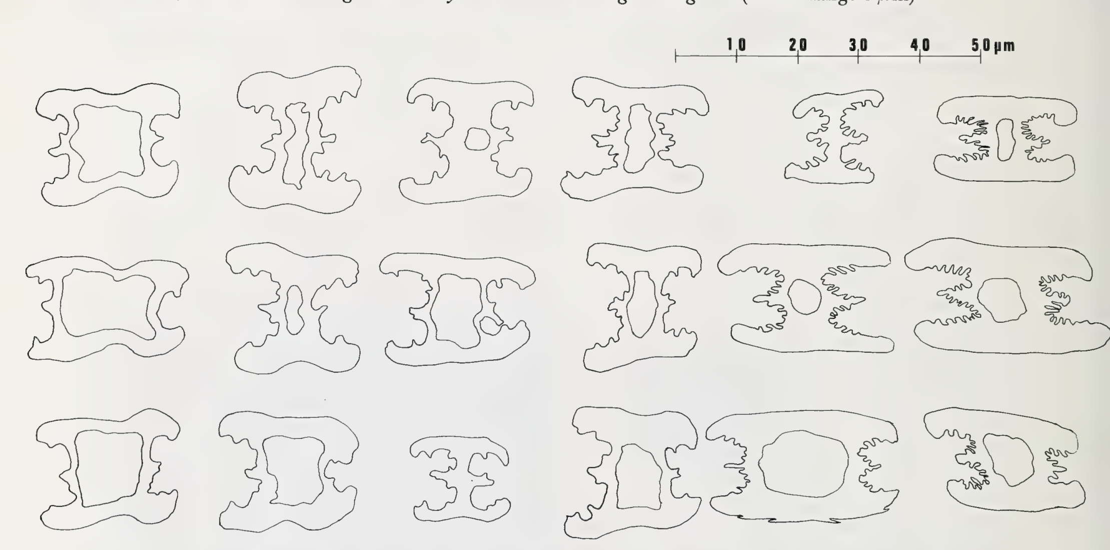


Abb. 6. Je drei Querschnitte durch die Grannenregion verschiedener Arten, gezeichnet nach lichtmikroskopischen Aufnahmen. Dargestellt sind der zentrale, lufterfüllte Markraum und die Umrisse der Haare. Von links nach rechts: *Sorex araneus, S. bendirii, S. palustris, Neomys fodiens, Chimarrogale platycephala, Nectogale elegans*

Ausbildung der Längsrinnen in der Granne

Innerhalb der Reihe *Sorex*, *Neomys*, *Chimarrogale*, *Nectogale* wird die Rinne beiderseits der Granne immer tiefer und die Ausbildung der Schrägleisten immer komplexer. Für einen einfachen statistischen Vergleich (t-Test) verwendeten wir alle Querschnitte von Grannenhaaren, die auf beiden Seiten eine deutliche Rinnenbildung aufwiesen; damit war gewährleistet, daß die Querschnitte aus dem Mittelteil der Granne stammten und vergleichbar waren. Gezählt wurde die Anzahl der ,,Zähnchen" in einer Längsrinne. Die Werte für alle untersuchten Arten enthält Tabelle 1. Trotz der unterschiedlich hohen Stichprobenzahlen sind die Werte für Arten einer Gattung kaum verschieden. Für den statistischen Vergleich (Abb. 7) wurden deshalb Arten einer Gattung zusammengefaßt, d. h. *Sorex (palustris + bendirii)*, *Neomys (fodiens + anomalus)*, *Chimarrogale (himalayica + platycephala)* sowie *Nectogale*

elegans. Abb. 7 zeigt das Ergebnis; zwischen *Neomys*, *Chimarrogale* und *Nectogale* bestehen gesicherte Unterschiede in der Anzahl der „Zähnchen", zwischen *Sorex* und *Neomys* sind die Unterschiede gering, obwohl *Neomys* etwas höhere Mittelwerte aufweist. *Nectogale* weist mit 21,8 die vierfache Zahl von Schrägleisten auf, die bei den aquatilen *Sorex* (5,7) gefunden wurde. Der terrestrische *Sorex araneus* weist mit 3,8 einen noch niedrigeren Wert auf.

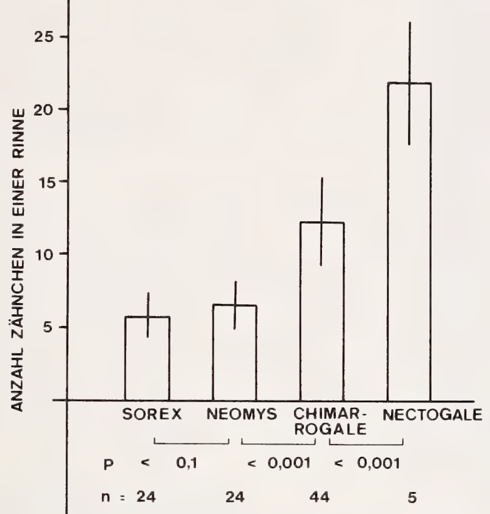


Abb. 7. Die Anzahl der Zähnchen in einer Längsrinne (vergleiche Abb. 6) bei den untersuchten Gattungen. (n = Anzahl ausgezählter Querschnitte)

Tabelle 1

Vergleich der Zähnchenzahlen in einer Grannenhaar-Längsrinne

Anzahl der ausgezählten Querschnitte (n), Mittelwerte ($\bar{x}$) und Standardabweichung (s)

Art	n	$\bar{x}$ (s)
Sorex araneus	5	3,8 (0,4)
Sorex bendirii	7	5,4 (1,7)
Sorex palustris	17	5,8 (1,4)
Neomys fodiens	22	6,5 (1,8)
Neomys anomalus	2	6,5 (0,7)
Chimarrogale himalayica	28	12,3 (3,4)
Chimarrogale platycephala	16	12,5 (2,4)
Nectogale elegans	5	21,8 (4,1)

Hand- und Fußbehaarung

Sorex palustris, *Neomys*, *Chimarrogale* und *Nectogale* haben deutlich ausgebildete Borstenkämme an Vorder- und Hinterfüßen, bei *S. bendirii* fehlen sie. Die Hinterfußborsten haben etwa folgende Längen: *S. palustris* 1,6 mm, *N. fodiens* 1,5 mm, *C. platycephala* 1,2 mm und *N. elegans* 1,9 mm, ihre Länge variiert beträchtlich. Die Form der Einzelborsten ist von Art zu Art verschieden, bei *Chimarrogale* und *Nectogale* sind die Borsten am stärksten abgewandelt. Abb. 8 zeigt einige Beispiele. Die Hinterfußborsten sind bei *S. palustris* abgeflacht, verjüngen sich allmählich und laufen in einer scharfen Spitze aus (Abb. 8 A). Bei *N. fodiens* sind sie drehrund und auch die Borstenspitzen sind abgerundet (Abb. 8 B). Bei *Chimarro-*

gale sind die Verhältnisse überraschend: bei der Art *C. himalayica* (Abb. 8 C) sind die Hinterfußborsten noch stärker als bei *S. palustris* abgeflacht und ebenso spitz auslaufend; bei *C. platycephala* hingegen sind sie breit, sehr flach und an ihrer Spitze abgerundet (Abb. 8 D). Die Hinterfußborsten von *Nectogale* sind in der Form identisch mit denen von *C. platycephala*. Milne-Edwards (1872: Tafel 39a) bildet sie sehr schön ab, weshalb wir auf eine Darstellung verzichten können.

Die Unterschiede zwischen den beiden *Chimarrogale*-Arten sind so deutlich, daß wir Harrison's (1958) Standpunkt teilen und *C. platycephala* als eigene Art werten.

Beim Schwimmen spreizt *Neomys* die Zehen und beim Rückstoß werden die Borstenreihen auseinandergedrückt, wobei sie weitgehend die Zwischenräume zwischen den Zehen verschließen (beobachtet an *N. fodiens* und *anomalus*, vgl. Abb. 1).

Schwanzbehaarung

Borstenkiele entlang der Schwanzunterseite besitzen nur 2 der untersuchten Arten: *Neomys fodiens* und *Nectogale elegans*. Bei *N. fodiens* besteht der Kiel aus einer Reihe steifer, verlängerter Borsten. Bei älteren Tieren weisen die Borsten Abnutzungserscheinungen auf: die Spitze der Borste zerspleißt (Abb. 9), eine Erscheinung, die bei Fußborsten nicht beobachtet wurde. Möglicherweise hat der Schwanzkiel von *N. fodiens* eher eine Stütz- als eine Steuerungsfunktion. Bei *Nectogale* bestehen kaum Zweifel an der Funktion als Steuerorgan, denn diese Art besitzt dorsal, ventral und lateral Borstenreihen, wobei sich die ventrale Reihe körperwärts in 2 Reihen aufspaltet. Abbildungen gibt Milne-Edwards (1872: Tafel 39a).



Abb. 8. Schwimmborsten (Hinterfuß) von Wasserspitzmäusen. A = *Sorex palustris*; B = *Neomys fodiens*; C = *Chimarrogale himalayica*; D = *Chimarrogale platycephala*. (Balkenlänge 50 µm)

Weitere morphologische Anpassungen

Nectogale besitzt Schwimmhäute zwischen den Zehen der Vorder- und Hinterfüße und zu Saugnäpfen modifizierte Sohlenballen. Abbildungen geben Milne-Edwards (1872: Tafel 39a) und Heim de Balsac und Bourlière (1955: 1682). Diese Art weicht auch im Bau des Rhinariums von allen anderen Wasserspitzmäusen ab (Hutterer 1980).

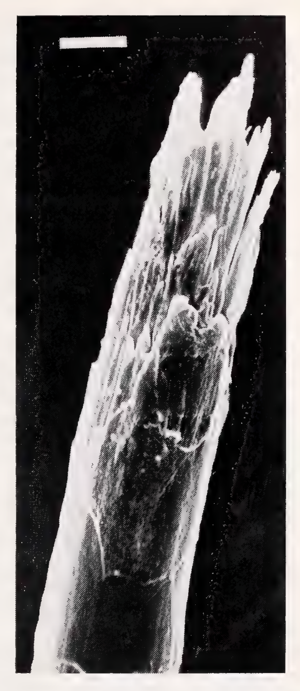


Abb. 9. Haar aus dem Schwanzkiel von *Neomys fodiens*, um die Abnutzung zu zeigen. (Balkenlänge 20 µm)

Diskussion

Beim Schwimmen und Tauchen nehmen Wasserspitzmäuse eine Luftschicht im Haarkleid mit, die den Tieren ein silberglänzendes Aussehen verleiht. Gesunde *Neomys* werden nach eigenen Beobachtungen nicht naß, selbst wenn sie längere Zeit schwimmen und tauchen. In der Gefangenschaft kann sich der Zustand des Fells aber verändern und seine wasserabweisende Eigenschaft verlieren; unter diesem Aspekt sind die Fotos durchnäßter *Neomys fodiens* zu betrachten, die Kahmann (1955: 268) veröffentlichte. Wald- und Zwergspitzmäuse (*Sorex araneus* und *minutus*), die zum Schwimmen gezwungen werden, nässen dagegen sehr schnell durch; offenbar bestehen Unterschiede in der wasserabweisenden Eigenschaft des Fells bei *Neomys* und *Sorex*.

Calder (1969) untersuchte den Wärmeverlust in Wasser bei der Amerikanischen Wasserspitzmaus *Sorex palustris* und stellte fest, daß untergetauchte Spitzmäuse mit anhaftender Lufthülle nur halbsoviel Körperwärme verlieren wie Tiere, bei denen das Luftpolster abgestreift worden war. Der isolierende Effekt des Luftpolsters ist damit eindeutig nachgewiesen. Calder (1969) untersuchte nun zum Vergleich auch zwei amerikanische Mäusearten (*Zapus princeps* und *Peromyscus maniculatus*) und fand dort ähnliche Verhältnisse; auch untergetauchte Mäuse behalten ein Luftpolster im Haarkleid zurück, welches die Wärmeleitung hindert. Calder (1969) folgert daraus, die Ausbildung eines Luftpolsters bei der Wasserspitzmaus sei keine spezielle Adaptation an ihre aquatile Lebensweise. Gegen diese Schlußfolgerung sprechen zwei Argumente. Für die Untersuchung der Wärmeleitung tauchte Calder (1969) frischtote Tiere unter Wasser und maß über eine Thermosonde den Temperaturverlauf; während der ganzen Pro-

Tabelle 2

Übersicht der morphologischen Anpassungen

Art	H-Profil	Verläng. Leithaare	Schwimmborsten	Schwanzkiel	Schwimmhäute	Haftballen
S. araneus	+	–	–	–	–	–
S. bendirii	+	+	–	–	–	–
S. palustris	+	+	+	–	–	–
N. fodiens	+	+	+	+	–	–
N. anomalus	+	+	+	–	–	–
C. himalayica	+	+	+	–	–	–
C. platycephala	+	+	+	–	–	–
N. elegans	+	+	+	+	+	+

zedur befanden sich die Tiere also unbewegt unter Wasser. Wasserspitzmäuse bewegen sich aber im oft reißenden Wasser und behalten dennoch ein dauerhaftes Luftpolster im Haarkleid. Mäuse, die schwimmen, nässen dagegen schon nach wenigen Minuten durch. Weiterhin können wir jetzt nach unseren Studien sagen, daß das H-Profil in den Grannenhaaren bei *Sorex palustris* nur wenig modifiziert ist im Vergleich zu *Neomys*, *Chimarrogale* und *Nectogale* (Abb. 6 und 7). Calder (1969) hat demnach eine wenig spezialisierte Wasserspitzmaus untersucht; es ist zu vermuten, daß die Werte für die Wärmeisolation des Fells einschließlich der Lufthülle bei den spezialisierteren Gattungen viel höher liegen. Unter Annahme dieser Hypothese lassen sich die komplexen Strukturen in den Grannenhaarrinnen als Teil einer Anpassung an aquatile Lebensweise erklären. Eine Vielzahl von Faktoren, von denen wir nur wenige untersucht haben, schützt die Wasserspitzmäuse vor Nässe und Kälte; dazu gehören Haardichte, Haarform, chemische Beschaffenheit und physikalische Eigenschaften der Haare und anderes mehr. Auch die verlängerten Leithaare können eine Funktion beim Wasserabweisen oder Luftzurückhalten innehaben. Eine Übersicht der auffälligsten morphologischen Veränderungen bei Wasserspitzmäusen (Tab. 2) zeigt klar, daß *Nectogale* am perfektesten an das Wasserleben angepaßt ist, dann folgen *Chimarrogale*, *Neomys* und *Sorex*. In umgekehrter Reihenfolge nimmt die Anzahl der Schrägleisten in den Grannenhaarrinnen zu (Abb. 7); die Ausbildung des H-Profils ist in gewissen Grenzen gattungsspezifisch und könnte zur Identifizierung von Haaren herangezogen werden. Die Komplizierung der Haarrinnenstrukturen geht also einher mit der Ausbildung zusätzlicher morphologischer Anpassungen, was als weiterer Hinweis auf die adaptive Funktion eben dieser Haarstrukturen betrachtet werden kann.

Die Phylogenie der Soricidae ist nur in groben Umrissen bekannt (Repenning 1967). Die hier interessierenden Wasserspitzmäuse werden in zwei subfamiliäre Taxa gestellt: *Sorex (palustris* und *bendirii)* in die Soricini, *Neomys*, *Chimarrogale* und *Nectogale* in die Neomyini. Eine gemeinsame Abstammung von wasserspitzmausartigen Vorfahren ist bei den drei letztgenannten Gattungen deshalb nicht auszuschließen. Die wasserlebenden *Sorex* der Nearktis müssen dagegen als konvergent zu den paläarktischen Wasserspitzmäusen angesehen werden. Das gilt nicht nur für die grobmorphologische Übereinstimmung im Bau der Schwimmborsten, sondern auch für die Feinstruktur der Grannenhaarrinnen.

Danksagung

Anregungen zu dieser Arbeit verdanken wir Herbert Appelt, dessen „Fellstrukturuntersuchungen an Wasserspitzmäusen" (1973) nicht nur damals für mich (R. H.), sondern inzwischen für eine Reihe von Kollegen Anlaß war, die Säugetierhaare wieder etwas näher zu betrachten. Herrn Prof. Dr. W. Kloft danken wir für die Möglichkeit, am Rasterelektronenmikroskop zu arbeiten und Fräulein B. Freytag für ihre Hilfe bei der Herstellung der Aufnahmen. Fräulein I. Heister zeichnete die Abbildungen 4 und 7, Herr T. und Frau Y. Yamamori übersetzten die Arbeit von Fujiwara. Für die Überlassung von Untersuchungsmaterial danken wir Donald Pattie, Toronto, Herrn Dr. Sydney Anderson, American Museum of Natural History, New York, und Frau Dr. Friederike Spitzenberger, Naturhistorisches Museum Wien.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden Feinstrukturen an Haaren von Wasserspitzmäusen der Gattungen *Sorex*, *Neomys*, *Chimarrogale* und *Nectogale* beschrieben. Dazu wurden Haare von 7 Arten licht- und elektronenmikroskopisch untersucht.

Bei allen Arten weisen die Grannen beiderseits Längsrinnen auf, deren Innenseite mit Cuticulaleisten ausgekleidet ist. Die Anzahl der Cuticulaleisten in einer Rinne wurde in Querschnitten ausgezählt. Ihre Zahl beträgt bei *Sorex araneus* 3,8, *S. bendirii* 5,4, *S. palustris* 5,8, *Neomys fodiens* 6,5, *N. anomalus* 6,5, *Chimarrogale himalayica* 12,3, *C. platycephala* 12,5 und *Nectogale elegans* 21,8. Die Unterschiede zwischen den Gattungen sind signifikant. Die Vermehrung der Schrägleisten bei den Wasserspitzmäusen gegenüber soricinen Landspitzmäusen wird als Anpassung gedeutet.

Die Schwimmborsten der Vorder- und Hinterfüße sind von Art zu Art verschieden gebaut; *Chimarrogale himalayica* und *C. platycephala* lassen sich daran unterscheiden.

Literatur

ANDERSON, J. (1877): Description of some new and little known Asiatic shrews in the Indian museum, Calcutta. J. Asiatic Soc. Bengal **46**, 261–283.

APPELT, H. (1973): Fellstrukturuntersuchungen an Wasserspitzmäusen. Abh. u. Ber. Naturkundl. Mus. „Mauritianum" Altenburg **8**, 81–87.

BANFIELD, A. W. F. (1974): The mammals of Canada. Toronto und Buffalo: Univ. Toronto Press. Reprint 1977.

CALDER, W. A. (1969): Temperature relations and underwater endurance of the smallest homeothermic diver, the water shrew. Comp. Biochem. Physiol. **30**, 1075–1082.

CONAWAY, C. H. (1952): Life history of the water shrew (*Sorex palustris navigator*). Amer. Midl. Naturalist **48**, 219–248.

CORBET, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic region. London und Ithaca: Brit. Mus. (Nat. Hist.).

ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1966): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. 2nd. ed. London: Trustees Brit. Mus. (Nat. Hist.).

FUJIWARA, M. (1959): Notes on some habits of Japanese water-shrew, *Chimarrogale platycephala*. J. Mamm. Soc. Japan **1**, 48 (Jap.).

HALL, E. R.; KELSON, K. R. (1959): The mammals of North America. Vol. I. New York: The Ronald Press Comp.

HARRISON, J. L. (1958): *Chimarrogale hantu* a new water shrew from the Malay Peninsula, with a note on the genera *Chimarrogale* and *Crossogale* (Insectivora, Soricidae). Ann. Mag. nat. Hist. **13**, 282–290.

HEIM DE BALSAC, H.; BOURLIÈRE, F. (1955): Ordre des Insectivores, Systématique. In: Traité de zoologie, anatomie, systèmatique, biologie. Tome XVII(2), 1653–1697. Ed. par GRASSE, P.-P. Paris: Masson.

HUTTERER, R. (1980): Das Rhinarium von *Nectogale elegans* und anderen Wasserspitzmäusen (Mammalia, Insectivora). Z. Säugetierkunde **45**, 126–127.

INGLES, L. G. (1965): Mammals of the Pacific States. Stanford: Stanford Univ. Press.

JONES, G. S.; MUMFORD, R. E. (1971): *Chimarrogale* from Taiwan. J. Mammalogy **52**, 228–232.

KAHMANN, H. (1955): Aus dem Leben der Wasserspitzmaus. Kosmos **48**, 263–269.

KRAFT, R.; PLEYER, G. (1978): Zur Ernährungsbiologie der Europäischen Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) an Fischteichen. Z. Säugetierkunde **43**, 321–330.

MILNE-EDWARDS, H.; MILNE-EDWARDS, A. (1868–1874): Recherches pour servir à l'histoire des mamifères, comprenant des considérations sur la classification de ces animaux par M. H. Milne-Edwards, des observations sur l'hippopotame de Liberia et des études sur la faune de la Chine et du Tibet oriental. 4 Bd., 394 S. + 105 Taf., Paris. (*Nectogale:* 1872, S. 266, Taf. 39 + 39a).

MITCHELL, R. M. (1977): Accounts of Nepalese mammals and analysis of the host-ectoparasite data by computer techniques. Dissertation Iowa State University, University Microfilms, Ann Arbor.

NIETHAMMER, J. (1977): Ein syntopes Vorkommen der Wasserspitzmäuse *Neomys fodiens* und *N. anomalus*. Z. Säugetierkunde **42**, 1–6.

— (1978): Weitere Beobachtungen über syntope Wasserspitzmäuse der Arten *Neomys fodiens* und *N. anomalus*. Z. Säugetierkunde **43**, 313–321.

PATTIE, D. (1969): Behavior of captive marsh shrews (*Sorex bendirii*) Murrelet **50**, 27–32.

— (1973): *Sorex bendirii*. Mammalian Species, No. 27, 1–2.

REPENNING, C. A. (1967): Subfamilies and genera of the Soricidae. Geol. Survey Professional Paper 565, 74 S. Washington: United States Government Printing Office.

SORENSON, M. W. (1962): Some aspects of water shrew behavior. Amer. Midl. Naturalist **68**, 445–462.

STOCKEM, W.; KOMNICK, H. (1970): Erfahrungen mit der Styrol-Methacrylat-Einbettung als Routinemethode für die Licht- und Elektronenmikroskopie. Mikroskopie **26**, 199.

TATE, G. H. H. (1947): Mammals of Eastern Asia. New York: Macmillan.

VAUGHAN, T. A. (1978): Mammalogy. Philadelphia, London, Toronto: W. B. Saunders Company.

VOGEL, P.; KÖPCHEN, B. (1978): Besondere Haarstrukturen der Soricidae (Mammalia, Insectivora) und ihre taxonomische Deutung. Zoomorphologie **89**, 47–56.

VOGEL, P.; BESANÇON, F. (1979): A propos de la position systématique des genres *Nectogale* et *Chimarrogale* (Mammalia, Insectivora). Revue suisse Zool. **86**, 335–338.

Anschriften der Verfasser: Dr. RAINER HUTTERER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1; Dr. THOMAS HÜRTER, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Forschungsstelle für Hirnkreislaufforschung, Ostmerheimerstraße 200, D-5000 Köln 91

Entwicklung und Funktion der Ultraschallaute bei den Jungen von Myotis myotis und Wiedererkennung von Mutter und Jungem

Von A. Kolb

Lehrstuhl für Biologie, Universität Bamberg

Eingang des Ms. 31.3.1980

Abstract

Development and function of the ultrasonic sounds of infant bats (Myotis myotis) and recognition between mother and infant

Studied was the development of the ultrasonic sounds of infant *Myotis myotis* and the question of how mother and infant recognize each other in spite of the continuous change of sounds.

During the first days, infant *Myotis myotis* emit only single calls, which have a frequency of 16 kHz. Very soon the frequencies ascend (up to finally about 70 kHz) and, by means of frequency modulation, variation, the forming of harmonies and double notes, special single calls of different functions develop: isolation call, contact call, social call, wailing call ("Klagelaut"), etc. The serial call, a compound sound, develops on the 17th day by a close linking together of up to 22 single calls.

This sound can for its part form many variants. Single calls and serial calls are ontogenetically connected.

During the clamour before the hunting flight in the evening, when the infants are left behind, all types of sounds occur. The varying sounds of the infants are thereby communicated to their mothers at least once a day. The recognition of infants and mothers is partly achieved by means of special sounds, partly by a specific odour. In cases of doubt the olfactory sense is decisive.

By licking mouth and cheeks the infant tries to get its mother round in case she keeps back her nipple. 38 days old *Myotis* clean themselves like the adults and do flight exercises.

Einleitung

Von Fledermäusen werden zahlreiche, recht unterschiedliche Laute im Hör- und Ultraschallbereich abgegeben, die sich während des Heranwachsens der Jungen entwickeln. Der Weg der Lautentwicklung soll verfolgt, ihr Zusammenhang geklärt, ihre Funktion aufgezeigt und untersucht werden, wie sich Mutter und Junges trotz laufender Änderung der Laute des Jungen nach einer Trennung wiedererkennen. Zugleich soll geprüft werden, wie hoch der Anteil des Geruchssinnes bei der Wiedererkennung von Mutter und Jungem ist.

Material und Methode

Am 9.6.1978 wurden aus einer größeren Wochenstube des Mausohrs zwei trächtige Weibchen geholt, von denen jedes am 14.6. ein Junges gebar. Mit den Tieren wurden verschiedene Versuche angestellt, insbesondere jeden zweiten bzw. dritten Tag Tonbandaufnahmen gemacht. Soweit nichts anderes angegeben ist, wurde das betreffende Junge vor der Tonbandaufnahme immer eine gewisse Zeit von seiner Mutter getrennt. Bei der Aufnahme der Rufe des Jungen allein war dieses also völlig isoliert. Ebenso war bei der Aufnahme der mütterlichen Rufe diese allein, während zur Aufnahme der Wechselrufe zwischen

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4601-0012 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 12–19

ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

beiden die Mutter in die Nähe des Jungen (10–20 cm) gesetzt wurde. Um die Tiere auch im Innern ihres kleinen Ruhekastens ohne Störung belauschen zu können, haben wir dessen Fronttüre mit einem etwa 3 cm breiten Längsschnitt versehen, diesen mit Drahtgitter verschlossen und außen das Ultraschallmikrophon angebracht (Abb. 1). Auf diese Weise konnten alle Laute, insbesondere vor und während des Ausflugs, aufgenommen werden. Bei den übrigen Versuchen wurde das Mikrophon meist von Hand aus bedient, um auf Ortsveränderungen schneller reagieren zu können. Der Mikrophonabstand vom Tier schwankte zwischen 15 und 20 cm. Das schnellaufende Tonbandgerät hatte eine Bandgeschwindigkeit von 76 cm/sec. Von ihm wurden die Aufnahmen in 8-facher Dehnung auf ein zweites Gerät überspielt und Sonagramme, Oszillogrammbänder sowie Einzeloszillogramme angefertigt.



Abb. 1. Kasten mit Schlitz und Mikrophon, erlaubt störungsfreie Aufnahmen

Versuche und Ergebnisse

Im folgenden werden die Mütter mit ihren Jungen als Paar A und Paar B bezeichnet. Sie waren leicht voneinander zu unterscheiden, da das Junge B kleiner war als das Junge A. Beim ersten Versuch am 15.6.1978 wurde das Junge A, es war 3 Tage alt, um 9.30 Uhr von der Mutter getrennt und an die Wand eines Versuchsschrankes im Nebenraum gehangen. Es gab unregelmäßig z.T. hörbare, eintönig klingende Verlassenheitsrufe ab. Diese wurden auf Tonband aufgenommen und klingen wie ia bzw. dia. Die Rufe hatten eine Anfangsfrequenz von ca. 20, eine Endfrequenz von 11 kHz und eine Länge von ca. 21 ms. Etwa 5 Stunden später wurde die Mutter in einer Entfernung von 1 m in den Schrank gehangen. Ihre auf Tonband aufgenommenen Rufe hörten sich an wie ein Triller bzw. Roller trrrr, hatten eine Frequenz von 19–21 KHz, eine wechselnde Länge von 12–25 ms und bestanden abwechselnd aus 4–22 eng aneinandergereihten Einzelrufen. Anschließend wurden die Tiere näher zusammengesetzt (etwa 20 cm) und es begann ein lebhaftes Wechselrufen, wobei die Mutter ihre Rufe nicht änderte, wohl aber das Junge, das seine Laute etwas in die Länge zog. Unter laufender Abgabe von Lauten kletterten beide Tiere aufeinander zu, wobei die größere Aktivität bei der Mutter lag. Das Junge schlüpfte unter die Mutter, gab einige Kuschellaute ab, nahm die Zitze und die Laute verstummten.

In ähnlicher Weise wurden insgesamt 19 Tonbandaufnahmen von den Lauten der beiden Jungen im Alter von 3–52 Tagen, dazwischen auch einige von den Müttern gemacht. Auf einer Kurve (Abb. 2) sind die Mittelwerte einer Reihe von Lauten der beiden Jungen aufgetragen. Deutlich kommt zum Ausdruck, daß die Laute verschieden hohe Frequenzen haben und diese mit zunehmendem Alter laufend steigen. Bis zu einem Alter von 18 Tagen bewegen sich die Frequenzen ihrer Lautäußerungen zwischen 20 und 30 kHz, steigen jedoch während der weiteren Entwicklung auf 50 bis 70 kHz an, wobei sich auch die Struktur der sich entwickelnden Laute ändert.

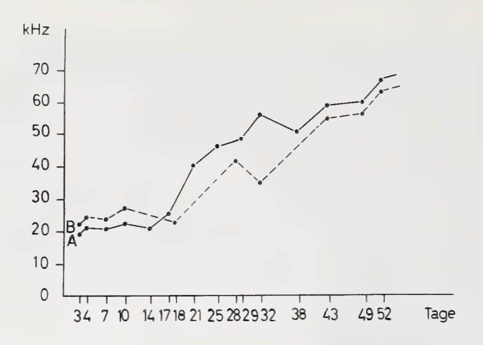


Abb. 2. Kontinuierlicher Frequenzanstieg der Laute von beiden Jungen von 19 bzw. 23 kHz auf 64 kHz. Am 17. Tag Überkreuzung

In den ersten Tagen sind die Laute eintönig und weich artikuliert und klingen wie ia. Sie werden jedoch mit jedem Tag markanter, klarer und weisen zunehmend eine schnellere Folge und variierende Länge auf. Die verschieden hohen Frequenzen der Laute der beiden Jungen sind klar herauszuhören, insbesondere weil das Junge B etwas jämmerlich klingende, in der Frequenz jedoch um etwa 4 kHz höhere Laute abgibt. Auch im Alter von 10 Tagen klingen die Laute des Jungen B immer noch etwas jämmerlich, weshalb man die Jungen auch an der Klangfarbe ihrer Laute unterscheiden kann. Im Alter von 14 Tagen bahnt sich eine stärkere Entfaltung und Differenzierung der Laute an, wobei die kurzen Laute auch als Doppel- bzw. Dreifachlaute abgegeben werden.

Mit 17/18 Tagen, wenn die Jungen untertags, außer zum Saugen, nur noch selten an der Mutter hängen, erreicht die Lautentfaltung ihren Höhepunkt. Die Frequenz der Laute des Jungen A, die bisher tiefer lag als die des Jungen B, übersteigt diese und liegt auch während der weiteren Entwicklung immer etwas höher. Bei der Kontaktaufnahme mit den Müttern ist ein lebhaftes Rufen zu vernehmen. Neben den Serienlauten der Mütter sind Einzel-Tick-Laute und kurze Serienlaute der Jungen, besonders jedoch langgezogene, stark modulierte Kontaktlaute zu hören, deren Frequenzen mitunter am Ende deutlich ansteigen. So hat z. B. ein Kontaktlaut des Jungen A eine Anfangsfrequenz von 30 KHz, fällt auf 24 kHz zurück und steigt wieder auf 28 kHz an. Der Laut hört sich an wie tja-i, wobei das letzte i hochgezogen ist. Hinzu kommt, jedoch beschränkt auf den 17. Tag, ein Alternieren dieses am Ende ansteigenden, mit einem am Ende nicht ansteigenden Laut. Der Abstand zwischen zwei Lauten beträgt etwa 25 ms, der Abstand zwischen zwei Lautpaaren etwa 110 ms (Abb. 3).

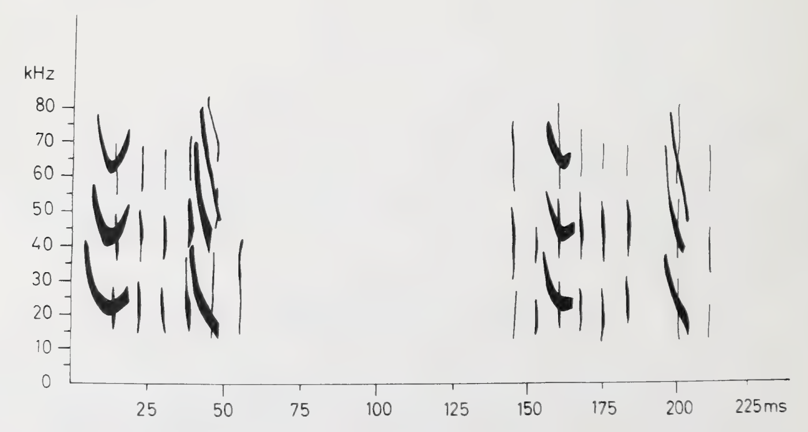


Abb. 3. Kontaktlaut als Doppellaut mit 2 Harmonischen. Erster Lautanteil stark moduliert (42-20-28 kHz). Dazwischen Serienlaute der Mutter. Junges 17 Tage

Mit 21 Tagen beginnt sich die Vielfalt der Laute abzuschwächen, während die Frequenzen aller Laute weiter steigen. Die Einzel-Tick-Laute werden häufiger auch in kurzen Serien abgegeben. Die Kontaktlaute verlieren etwas von ihrer üppigen Modulation bzw. Variation und treten auch nicht mehr so zahlreich auf. Die Serienlaute sind dagegen häufiger zu hören. Die Frequenz der Laute nimmt weiter zu und steigt fast parallel verlaufend bei 29 Tagen auf etwa 40 kHz, bei 32 Tagen auf 50 kHz, wobei allerdings das Junge B wieder auf etwa 34 kHz zurückpendelt. Mit dem Alter von 43 Tagen und einem Gewicht von 15 bzw. 16 g beginnen die Jungen zu fliegen und geben dabei fast ausschließlich Serienlaute mit einer Frequenz von etwa 58 kHz ab, die als Ortungslaute fungieren. Die Frequenz steigt mit 49 Tagen, wo die Jungen voll flugfähig sind, nur leicht an und erreicht mit 52 Tagen gegen 68 kHz. In diesem Alter ist ein Unterschied zwischen den Lauten der Jungen und denen der Mütter höchstens an der Intensität, wenn überhaupt, zu erkennen.

Vor und bei dem abendlichen Ausflug zur Jagd ging es meist sehr lebhaft zu, wobei sowohl Laute des Hörbereiches als auch des Ultraschallbereiches, u. a. auch die Kontaktlaute der Jungen und der Mütter, zu hören waren. Zur Beantwortung der Kontaktlaute ihrer Jungen bedienen sich die Mütter der Serienlaute. Sie tragen durch Frequenzanpassung ihrer Laute der laufenden Steigerung der Frequenz der Jungen während der Entwicklung Rechnung. Auch die Mütter können an den Lauten unterschieden werden, da ihre Serienlaute sich sehr unterschiedlich anhören. Die Mutter A hat meist ausgeglichene, eintönig rollende Trillerlaute, die bisweilen melodisch klingen und von Ticklauten durchsetzt sind. Die Laute der

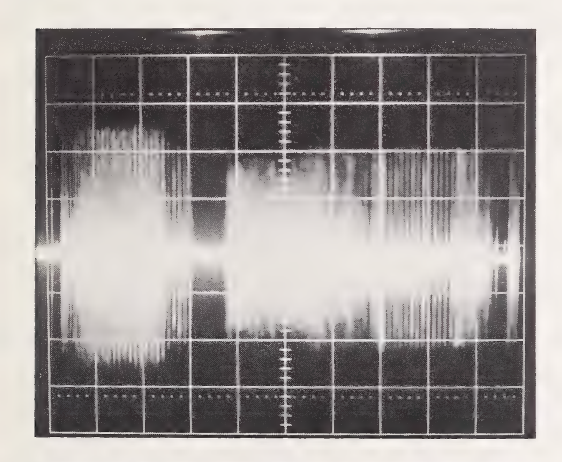


Abb. 4. Klagelaut eines Jungen, gleichzeitig Drohlaut der Mutter (außer Mitte). Junges 32 Tage

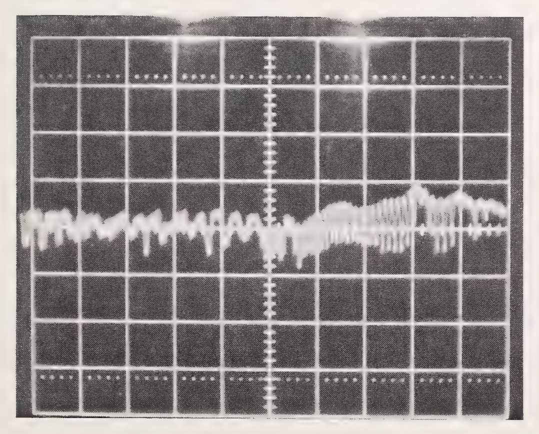


Abb. 5. Drohlaut der Mutter, stark verzerrtes Frequenzband – zischende Komponente. Junges 32 Tage. Ges.-Länge 2,5 ms, Frequenz: 56–24 kHz, Ordinate: 0,2 V/T

Mutter B dagegen sind energisch, hart und klingen wie eine maschinengewehrartige Folge von Ticklauten.

Erstmals trat bei einem 14 Tage alten Jungen, das von seiner Mutter gebissen wurde, ein Klagelaut auf. Dieser Laut ähnelt dem Heullaut eines Hundes, hat eine Länge von 58 bis 102 ms und weist eine Frequenz von 12 bis 20 kHz auf. Solche Klagelaute konnten während der Entwicklung auch von Jungen gehört werden, die sich lediglich anschickten, sich ihrer Mutter zu nähern. Das Junge unterließ dann entweder die Annäherung oder vollzog diese unter dauernder Abgabe von Klagelauten. Schließlich wurde das Junge von der Mutter entweder angenommen oder ggf. sogar durch einen Biß endgültig abgewiesen. Der Grund für das Klagen des Jungen, ohne mit der Mutter in Berührung gekommen zu sein, beruht darauf, daß diese, sobald sie die Annäherung des Jungen merkt und es nicht haben will, drohende Serienlaute von 72 bis 24 kHz und einer Länge von 1,25 ms ausstößt (Abb. 4). Die Laute weisen eine zischende Komponente auf, die sich im Oszillogramm als einseitige Verzerrung des Frequenzbandes (Abb. 5) widerspiegelt.

Aus dem Grundlaut entwickeln sich also durch Dehnung und Modulation Verlassenheits-, Kontakt-, Sozial- und Klagelaute, durch Verkürzung die Ticklaute (Abb. 6). Die Ticklaute ihrerseits bilden durch enges Aneinanderreihen (bis 22 Laute) den Serienlaut (Abb. 7), einen neuen Lauttyp, der eine Länge von 190 ms erreichen kann. Er fungiert hauptsächlich als Ortungslaut, in seinen Varianten auch als Kontakt-, Droh-, Riech- und Soziallaut. Serienlaute können erheblich variieren, mit Einzel-Tick-Lauten beginnen oder enden, verschieden große Abstände aufweisen und durch Frequenzmodulation von Einzellauten, z. B. 71-44-68 kHz (Abb. 8) melodisch klingen.

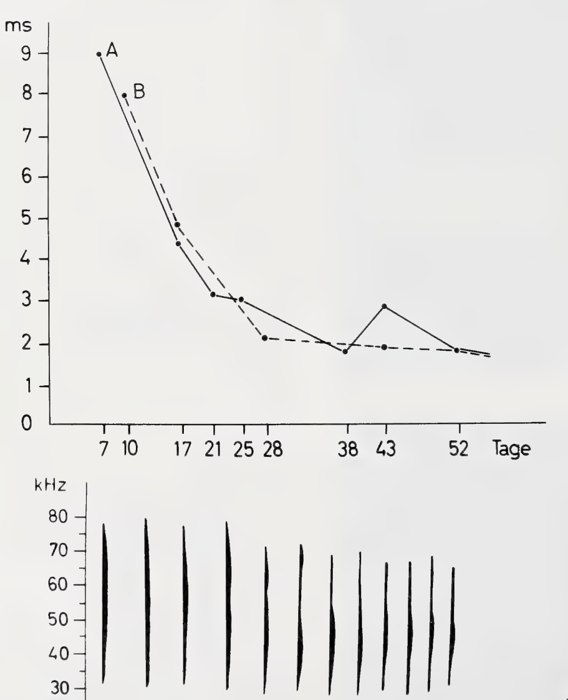


Abb. 6. Die Länge des Ticklautes verkürzt sich im Laufe der Entwicklung von 9 ms am 7. Tag auf 1,8 ms am 52. Tag

Abb. 7. Serienlaut-Entwicklung aus Ticklauten durch Verkürzung der Abstände der Einzellaute von 15,2 ms auf 7,4 ms. Junges 52 Tage

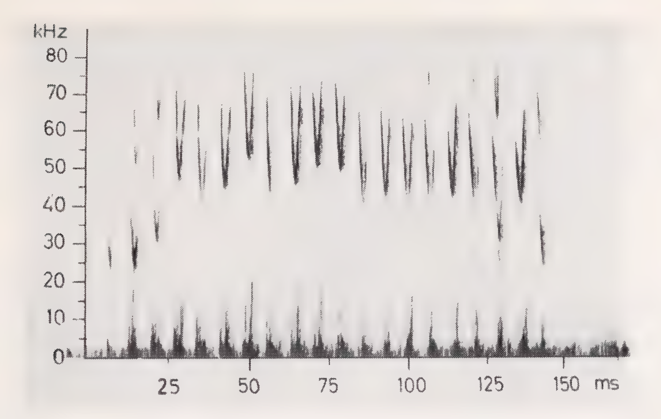


Abb. 8. Serienlaut der Mutter stark moduliert (71-44-68 kHz), klingt melodisch

Wiedererkennung und Verhalten von Mutter und Jungen

Beim Heranwachsen der jungen Mausohren vollzieht sich nicht nur die bereits geschilderte Entwicklung der Ultraschallaute, auch die Änderung ihres Verhaltens läuft parallel hierzu, weshalb das ganze Geschehen als einheitlicher Vorgang betrachtet werden muß.

Bei der Geburt verläßt das Junge die Mutter nicht, alle Phasen dieses Geschehens spielen sich an ihrem Körper ab. Aber schon am ersten Abend setzt die Mutter vor dem Ausflug zur Jagd das blinde, nackte Junge ab. Dabei tritt die Frage auf: Wie erkennen sich im Laufe der Entwicklung Junges und Mutter trotz laufender Änderung ihrer Laute wieder? Das bereits erwähnte allabendliche Gezeter vor dem Ausflug zur Jagd enthält u. a. auch die Wechselrufe zwischen Jungen und Müttern. Die Änderung der Laute der Jungen und damit den jeweiligen Stand der Entwicklung ihrer Laute führen die Jungen auf diese Weise den Müttern täglich vor. Da auch die Mütter ihre, in der Frequenz etwa den Lauten der Jungen angepaßten Kontaktlaute abgeben, erfolgt zu diesem Zeitpunkt eine gegenseitige Information über den jeweiligen Stand der Lautentwicklung. Beide Partner müssen also die jeweilige Frequenz und ggf. auch die Klangfarbe der Laute im Gedächtnis behalten, um sich bei der Rückkehr vom Jagdflug an den Lauten wiedererkennen zu können. Daß sie dazu in der Lage sind, zeigt u. a. eine Tonbandaufnahme vom 38. Tag, wo ein Junges beim Wechselruf mit der eigenen Mutter spezielle Kontaktlaute, mit einer fremden Mutter jedoch Tick-Laute abgab.

Verschiedentlich hatten die Jungen gezeigt, daß sie ihre Mutter mit Sicherheit am Geruch erkennen. Der folgende Versuch vom 32. Tag bringt zum Ausdruck, daß der Geruchssinn im Zweifelsfall sogar die ausschlaggebende Rolle bei der Wiedererkennung spielt. Das Junge A hing in der Mitte, das Junge B in der oberen rechten Ecke der Schrankwand. Die Mutter des Jungen A wurde in dessen Nähe gesetzt; nach kurzen Wechselrufen, an denen sich auch das Junge B beteiligte, kletterte das Junge A unter seine Mutter und nahm die Zitze. Das Junge B war anscheinend im Zweifel, ob es sich um die Mutter A oder B, seine eigene Mutter, handelte. Es kletterte kurz darauf ebenfalls zur Mutter A, beschnupperte sie ausgiebig im abdominalen Bereich und kletterte anschließend wieder an seinen früheren Hängeplatz zurück.

Eine Mutter ist nicht immer geneigt, ihr Junges anzunehmen. Sie hebt sich dann nicht von der Unterlage ab, das Junge kann nicht unter sie schlüpfen. Ein 32 Tage altes Junges beleckte seine Mutter etwa 10 min. lang intensiv an Mund und Wange, worauf diese ihm den Weg zur Zitze freigab. Dieses Verhalten konnte wiederholt beobachtet werden.

Am 38. Tag konnte ein Junges beobachtet werden, das Flugübungen durchführte. Erst putzte es sich mit einem Bein am Rücken und Bauch, hing sich anschließend mit beiden Bei-

nen auf und schlug mit den Flügeln, ohne jedoch abzufliegen. Außerdem liefen die Jungen auf dem Boden des Versuchsraumes umher und erkundeten ihre Umgebung. Am 43. Tag flogen sie dann mit den Müttern aus, nahmen Nahrung vom Futterfeld auf, stießen sie nach Art der Alten mitunter auch in die Schwanzflughaut und vermochten ohne Schwierigkeit vom Boden aufzufliegen. Als äußeres Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Alten dienten nur noch die geringere Größe und die hellere Haarfarbe.

Diskussion

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß die Jungen in den ersten Tagen nur einen Laut besitzen. Aus ihm entwickeln sich sowohl die Jugendlaute als auch die Laute der erwachsenen Tiere. GOULD (1971) und KONSTANTINOV (1973) vermuten, daß die Ortungslaute von *Myotis* und *Eptesicus* ontogenetisch von den Isolations-, also ia-Lauten, abstammen. SAILLER und SCHMIDT (1978) vertreten für den Zirplaut bei *Desmodus rotundus* die Meinung, daß er sich vom Verlassenheitslaut ableitet. GOULD (1975) nennt drei Kategorien von Lauten, die von jungen Fledermäusen abgegeben werden. Wir haben den Eindruck, daß bei den Jungen von *Myotis myotis* sich alle Laute von den ursprünglichen, eintönigen ia-Lauten ableiten lassen. Der Grundlaut wird im Laufe der Entwicklung moduliert, variiert, in Einfach-, Doppel- und schließlich auch in Serienlauten abgegeben.

Durch kontinuierliche Tests während der Entwicklung, aber auch durch verschiedene technische Methoden bei der Auswertung der Tonbandaufnahmen als Sonagramme, Oszillogrammbänder und Einzeloszillogramme zeigte sich, daß nicht, wie früher angenommen (KOLB 1977), die Mutter einen speziellen Kontaktlaut ausbildet, sondern das Junge. Die Mutter gleicht zwar die Frequenz ihrer Laute der des Jungen an, macht auch das Ansteigen der Frequenz mit, behält jedoch die Struktur ihrer Laute bei.

Ihre individuellen Laute lernen Mutter und Junges bei der ersten Trennung kennen, den individuellen Geruch dagegen erfahren sie durch den laufenden körperlichen Kontakt. Die beiden Möglichkeiten des Wiedererkennens sind daher schon in frühester Jugend gegeben, die Laute zur Fern-, der Duft zur Nahdiagnose, ähnlich wie bei *Rousettus* (KULZER 1958) und *Pteropus* (NELSON 1965).

Den momentanen Stand der bis zur Erlangung der vollen Flugfähigkeit laufend steigenden Frequenzen teilen sich beide Partner täglich unbeabsichtigt bei dem Gezeter vor dem Ausflug zur Jagd mit und ermöglichen dadurch das Wiedererkennen mit Hilfe von Lauten trotz dauernder Änderung derselben.

Der aus einem Einzellaut sich entwickelnde individuelle Kontaktlaut der Jungen bringt wegen seiner Länge die besten Voraussetzungen für eine mannigfache individuelle Gestaltung, auch durch die Bildung von Lautpaaren (GOULD et al. 1973) mit. Wenn dieser Laut seine höchste Entfaltung im mittleren Altersbereich des heranwachsenden Jungen hat, so dürfte damit dem freien Herumklettern der Jungen am Dach, das die Wiederauffindung wegen der Ortsänderung erschwert, Rechnung getragen sein. Das Verschwinden des speziellen Kontaktlautes bei der Erlangung der Flugfähigkeit, was zugleich selbständige Ernährung bedeutet, zeigt deutlich, daß dieser Laut besonders dem mit vielen Gefahren verbundenen Lebensabschnitt des Heranwachsens zugeordnet ist.

Die zischende Komponente der Drohlaute ähnelt den Protestlauten bei *Antrozous* (BROWN 1976) und den Drohlauten von *Desmodus* (SAILLER und SCHMIDT 1978). Das Junge vermag mitunter durch Belecken von Mund und Wangen, wie bei *Antrozous pallidus* (BROWN 1976), die Mutter umzustimmen.

Untrennbar mit dem Wiedererkennen durch Laute ist das Wiedererkennen mit dem Geruchssinn verbunden, was KOLB (1957), SCHMIDT (1972) und BROWN (1976) vermuteten und KOLB (1977) nachweisen konnte. Jetzt ergaben die Versuche, daß im Zweifelsfall der Geruchssinn sogar die Hauptrolle spielt. Die Entfernung von 15 cm, bei der eine Mutter von

Antrozous pallidus (Brown 1976) ihr Junges erkannte, stimmt mit der Riechleistung von *Myotis myotis* (Kolb 1961) überein.

Danksagung

Herrn Kollegen Prof. Dr. Erwin Tretzel, Kaiserslautern, möchte ich für die Anfertigung der Sonagramme, den Herren Dr. Bücklein und Dr. Krauth, Institut für Luft- und Raumfahrt, Oberpfaffenhofen, für das Schreiben von meterlangen Oszillogrammen herzlich danken, ebenso meinen Mitarbeitern.

Zusammenfassung

Die Erforschung der Entwicklung und Funktion der Ultraschallaute bei den Jungen von *Myotis myotis* hat zu einer Reihe von Erkenntnissen geführt.

1. Der Laut des Neugeborenen klingt wie ia, nach einigen Tagen wie tia, seine Frequenz liegt anfangs bei etwa 16 kHz, seine Länge bei 9 ms. Im Laufe der Entwicklung steigt die Frequenz kontinuierlich an und erreicht eine Höhe von etwa 70 kHz.
2. Aus dem Einzellaut entwickeln sich durch Frequenzmodulationen, Variationen, Bildung von Obertönen oder Lautpaaren u. a. spezifische Einzellaute für bestimmte Funktionen und werden demnach als Verlassenheits-, Kontakt-, Klage-, Soziallaut u. dgl. bezeichnet.
3. Der Serienlaut beginnt sich am 17. Tag zu entwickeln, hat eine Frequenz bis 70 kHz, eine Länge bis 190 ms, ist ein aus bis zu 22 Einzellauten zusammengesetzter Laut und damit ein neuer Lauttyp. Er variiert mannigfach und fungiert als: Ortungs-, Kontakt-, Droh-, Riech-, Soziallaut usw. Bei erwachsenen Tieren treten somit nur Varianten des Einzel- und des Serienlautes auf, die einen ontogenetischen Zusammenhang haben.
4. Bei Wechselrufen zwischen Mutter und Jungem bedient sich die Mutter des Serienlautes, das Junge des modulierten Einzellautes. Die Laute weisen mitunter eine gewisse Klangfarbe auf. Mit dem Ende des Wachstums verschwindet der Kontaktlaut der Jungen.
5. Weigert sich die Mutter ihr Junges anzunehmen, so beleckt dieses Mund und Wange derselben und versucht sie dadurch umzustimmen. Mit 38 Tagen putzen sich die Jungen bereits nach Art der Alten und machen auch Flugübungen. Mit 43 Tagen fliegen sie aus.
6. Beim Wiedererkennen von Jungen und Müttern wirken Gehör- und Geruchssinn zusammen, im Zweifelsfall entscheidet der Geruchssinn.

Literatur

Brown, P. E. (1976): Vocal Communication in the Pallid Bat, *Antrozous pallidus,* Z. Tierpsychol. **41**, 34–54.

Gould, E. (1971): Studies of Maternal-Infant Communication and Development of Vocalization in the Bats, *Myotis* and *Eptesicus.* Comm. in Behav. Biol. **5**, 263–313.

— (1975): Neonatal vocalizations in bats of eight genera. J. Mammalogy **56**, 15–29.

Gould, E.; Woolf N. K.; Turna, D. C. (1973): Double-Note Communication Calls in Bats, Occurrence in Three Families. J. Mammalogy **4**, 998–1001.

Kolb, A. (1957): Aus der Wochenstube des Mausohrs, *Myotis myotis.* Säugetierkundl. Mitt. **5**, 10–18.

— (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. Z. vgl. Physiol. **44**, 550–564.

— (1976): Funktion und Wirkungsweise der Riechlaute der Mausohrfledermaus, *Myotis myotis.* Z. Säugetierkunde **41**, 226–236.

— (1977): Wie erkennen sich Mutter und Junges des Mausohrs, *Myotis myotis,* bei der Rückkehr vom Jagdflug wieder. Z. Tierpsychol. **44**, 423–431.

Konstantinov, A. T. (1973): Development of Echolocation in Bats in Postnatal Ontogenesis. Period. biol. **75**, 13–19.

Kulzer, E. (1958): Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattung *Rousettus* Gray. Z. Morph. Ökol. Tiere **47**, 374–402.

Schmidt, U. (1972): Die sozialen Laute juveniler Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*) und ihrer Mütter. Bonn. zool. Beitr. **23**, 310–316.

Sailler, H.; Schmidt, U. (1978): Die sozialen Laute der Gemeinen Vampirfledermaus *Desmodus rotundus* bei Konfrontation am Futterplatz unter experimentellen Bedingungen. Z. Säugetierkunde **43**, 249–261.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Anton Kolb, Lehrstuhl für Biologie, Universität Bamberg, An der Universität 2, D-8600 Bamberg

Food composition of the raccoon dog Nyctereutes procyonoides Gray, 1834 in Finland

By P. Viro and H. Mikkola

Department of Zoology, University of Oulu and Department of Zoology, University of Kuopio

Receipt of Ms. 17.3.1980

Abstract

Studied the diet of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 in central and south-eastern part of Finland in 1957–1978.

The composition of the diet, based on macroscopic examination of 45 stomachs, is presented both in frequencies of occurrence and in absolute numbers of different food items. The food mainly consisted of small mammals (in 64.3% of the stomachs), plants (60.7%) and amphibians (50.0%) during the snowless period of the year. In winter carcasses (92.9%), small mammals (50.0%) and plants (42.9%) were the most important.

In Finland, the north-western corner of its present distribution area, the raccoon dog has adapted considerably to living on slaughtering wastes and carcasses especially during the winter. Competition for food between the raccoon dog and the badger (*Meles meles*) is eased by the omnivorous character of both species and by dietary differences.

Introduction

The raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834, originated in eastern Asia, was introduced to the European part of the U.S.S.R. in 1934 (Heptner et al. 1974), after which the subspecies *N.p. ussuriensis* Matschie, 1907 has spread into Finland and other European countries (Nowak and Pielowski 1964; Siivonen 1972; Heptner et al. 1974). The raccoon dog occurs commonly nowadays in central and south-eastern parts of Finland (Siivonen 1977), over 1000 km north of its original habitats. In order to survive under these conditions it has to find enough food during the autumn before the long winter sleep, and if it wakes up in the middle of this resting period, food must be easily available, as the preying success of the species is obviously very low in winter (see Heptner et al. 1974).

The diet of the raccoon dog has been well documented in the European parts of the U.S.S.R. (e.g. Morozov 1948, 1953; Rukovskij 1950; Korneew 1954; Sorokin 1956; Heller 1959; Prusaite 1960; Kritska'a 1961; Samusenko and Goloduško 1961; Ivanova 1962; Naaber 1971), in the delta area of the River Danube (Barbu 1972), and also recently in Japan, where the subspecies *N.p. viverrinus* Temminck, 1844 forms part of the original fauna (Yamaguchi 1976; Ikeda et al. 1979).

The aim of the present study is to describe the diet of the raccoon dog in Finland, in the extreme conditions prevailing on the north-western edge of its vast distribution area. Specific reference is also made to dietary overlapping with the badger, *Meles meles*.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4601-0020 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 20–26

ISSN 0044-3468/InterCode: ZSAEA 7

Material and methods

Between 1957 and 1978 the Zoological Museum at the University of Oulu, the Natural History Department of Kuopio Museum and the taxidermist Pentti Alaja of Vesanto, Finland, have collected 45 raccoon dogs from south-eastern and central Finland (Fig. 1).



Fig. 1. Distribution of the raccoon dog in Finland (Siivonen 1977) and trapping sites of the specimens studied

Of the 42 stomachs containing food remains, 14 originated from the winter period (November, March–April) and the rest from the snowless period of the year (June–October). The number of prey specimens was calculated whenever possible. It was often difficult to decide which specimens had been killed by the raccoon dog and which had been found as carcasses. The occurrence of Calliphoridae larvae was used as a sign of carcasses, as also was the size of the food items. Pieces of plastic, paper or aluminium indicated that the raccoon dog had utilized a rubbish dump as its source of food (frequency 28.6% in the snowless period and 35.7% in the winter time).

Only abundant remains of plants, berries and seeds were regarded as real food items, small pieces of grass, needles, etc. having most likely been taken accidentally along with the food items proper.

Results

Food composition during the snowless period

During the snowless period (VI–X) the raccoon dog in Finland has very varied diet (Table 1), small mammals forming the main food items (64.3%) and plant material the second most important group (60.7%). Berries of the following species were listed: bilberry (*Vaccinium myrtillus*), red whortleberry (*Vaccinium vitis-idaea*), cranberry (*Vaccinium oxycoccus*), raspberry (*Rubus idaeus*), rowanberry (*Sorbus aucuparia*) and strawberry (*Fragaria* sp.). All the seeds eaten were oat grains (*Avena* sp.). The stomachs contained remnants of four toads (*Bufo bufo*) and 24 frogs (*Rana* sp.).

35.7% of the stomachs contained carcasses and plant remnants which had most likely been taken from the rubbish dumps. This category included pork, hen remnants, sausage skin, apple peel, boiled potatoes, etc.

Six stomachs contained Calliphoridae larvae, which had been consumed together with some animal remains. The adult invertebrates eaten were mostly insects (e. g. Hymenoptera,

Table 1

Occurrence of the main food items in the stomachs of raccoon dog specimens captured in Finland in terms of the numbers of food items (N) and absolute (F) and percentage frequencies of occurrence

Food items	Snowless period (VI - X)			Winter (XI, III - IV)		
		Frequency			Frequency	
	N	F	%	N	F	%
Mammals	71	18	64.3	11	7	50.0
Mus musculus	2	2	7.1	-	-	-
Rattus norvegicus	4	3	10.7	-	-	-
Micromys minutus	8	5	17.9	-	-	-
Microtus agrestis	26	7	25.0	-	-	-
Ondatra zibethica	2	2	7.1	-	-	-
Arvicola terrestris	4	2	7.1	-	-	-
Clethrionomys glareolus	1	1	3.6	6	2	14.3
Sorex sp.	21	9	32.1	3	3	21.4
Birds	11	10	35.7	3	3	21.4
Reptiles	2	2	7.1	-	-	-
Amphibians	28	14	50.0	-	-	-
Fish	7	4	14.3	-	-	-
Invertebrates		13	46.4		2	14.3
Carabidae	6	3	10.7	-	-	-
Calliphoridae larvae		6	21.4		1	7.1
Carcasses		9	32.1		13	92.9
Plants		17	60.7		6	42.9
Berries		10	35.7		2	14.3
Grains		7	25.0		4	28.6
Plant remnants		2	7.1		4	28.6
Number of stomachs		28			14	

Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Orthoptera, Odonata), but two spiders (Arachnida) and two earthworms (Lumbricidae) were also found. Invertebrates are obviously only rarely taken as the real prey, however (e. g. Carabidae, Dytiscidae), and most of them could have been eaten accidentally with some other food.

Eleven birds were found: one teal (*Anas crecca*), one redbreasted merganser (*Mergus serrator*), one woodcock (*Scolopax rusticola*), one hazelhen (*Tetrastes bonasia*), one black-headed gull (*Larus ridibundus*), one hooded crow (*Corvus cornix*), one redpoll (*Carduelis flammea*) and four unidentified specimens.

Fish and reptiles seem to be taken only very occassionally. Five perch (*Perca fluviatilis*), two Cypriniformes species, one viper (*Vipera berus*) and one common lizard (*Lacerta vivipara*) were observed in this material.

Food composition during the winter

13 out of the 14 raccoon dogs killed in winter had eaten mainly carcasses and plant remnants, which they had most likely found on rubbish dumps (Table 1).

Only half of the stomachs contained small mammals, and plants (mostly oat grains) and birds (one jay, *Garrulus glandarius*, one jackdaw, *Corvus monedula* and an unidentified bird) formed much smaller proportions of the diet than during the snowless period (Table 1).

Amphibians and reptiles are not available for the raccoon dog in Finland during the winter, and the fish remnants were thought to have been found as carcasses. The only invertebrates, Calliphoridae larvae, had most likely been eaten along with some other food items.

Discussion

The raccoon dog is known to be in a low systematic position among the Canidae, which makes it adjustable to new conditions (Heptner et al. 1974). Its anatomical properties (weak canine and first molar teeth and a long intestine) make it possible to live on a versatile diet.

In both the U.S.S.R. and Romania the raccoon dog is found to utilize carcasses to a much smaller extent than in Finland (Table 2). In other respects, the present results seem to be most comparable with those from Estonia (Naaber 1971) and the Novgorod-Leningrad area (Morozov 1948). The importance of carcasses in the Finnish diet indicates that the raccoon dog has difficulties in searching for food, especially if it wakes up during the winter.

Marked differences are found in the diet, depending on the location and the habitat (Naaber 1971). In its original distribution area in Japan excrement analyses by Ikeda et al. (1979) have shown that insects and plants form the main food throughout the year, the proportion of small mammals being very small, although large amounts of fish and crabs were eaten instead, obviously because of the near-by sea shore. Great seasonal fluctuations in the diet have also been demonstrated earlier (Heller 1959; Barbu 1972).

It has been shown that the raccoon dog can locally be highly destructive towards game populations, and it is known to cause losses in vegetable gardens, vineyards and cornfields (Heptner et al. 1974). The present material included only four game-bird specimens: one teal, one red-breasted merganser, one woodcock and one hazelhen. In addition, there were some feathers and a leg of a mallard (*Anas platyrhynchos*), which was nevertheless thought to have been found as a carcass. According to Heptner et al. (1974) the raccoon dog should not be very skillful in killing adult healthy birds, and thus it may well be thought to have taken only injured or sick specimens. On the other hand, we had no material for May, when it might catch some brooding females of game-birds, or at least their eggs or young. This question therefore remains open until further studies can be made covering the whole year.

Oats and strawberries were the only cultivated plants eaten by the raccoon dog in the Finnish material. Obviously the grains of oats are quite an important food item during the au-

Table 2

The diet of the raccoon dog, in occurrence percentages, in Finland, the European parts of the U.S.S.R. and Romania

	Finland (present study)	Estonia (NAABER 1971)	Novgorod-Leningrad (MOROZOV 1948)	Lithuania (PRUSAITE 1960)	Kalinin (SOROKIN 1956)	Byelorussia (SAMUSENKO and GOLODUŠKO 1961)	Voronezh (IVANOVA 1962)	Ukraine (KORNEEW 1954)	Manych-steppe (KRITSKA'A 1961)	Astrakhan (RUKOVSKIJ 1950)	Danube delta in Romania (BARBU 1972)
Animal food											
Rodents	40.5	45.0+	52.7	41.3	50.8	80.9	60.4	48.2	42.2	30.2	25.6
Insectivores	31.0	?	0.9	18.8	3.6	-	13.2	1.2	2.9	-	4.8
Birds	31.0	16.0	4.3	15.0	9.2	10.4	23.0	16.9	18.0	16.9	18.4
Eggs	-	5.0	-	-	-	-	-	-	-	-	5.6
Reptiles	4.8	3.7	2.4	3.0	1.0	6.9	3.5	21.4	3.2	35.8	12.0
Amphibians	33.3	12.4	9.5	35.3	19.9	7.1	17.5	37.0	8.4	10.3	34.4
Fish	9.5	-	0.4	0.7	1.4	1.6	-	7.8	8.1	15.0	3.2
Insects	35.7	19.3	29.8	54.1	20.9	50.7	46.5	66.8	57.1	93.4	34.4
Leeches	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.6
Earthworms	4.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Molluscs	-	-	-	3.0	0.5	1.5	0.6	7.4	-	3.7	0.8
Carcasses	52.4	-	2.6	-	5.7	-	3.8	0.8	-	-	3.2
Plants	54.8	54.7	94.7	27.7	24.7	42.5	44.2	53.5	?	44.3	37.6
Number of stomachs	42	917	1066	133	578	505	636	500	238	106	?

+ 45.0 % includes all small mammals

tumn (25.0%) and winter period (28.6%), although it is difficult to believe that the amount of oats taken by this species could be of any economic importance. HELLER (1959) similarly shows that oat grains form the main part of the plant food during the autumn.

The raccoon dog has similar ecological requirements in Finland as does the badger (see NYHOLM 1972), stomach contents from which have been studied in Finland by KILJUNEN (1973). Comparison of the food composition showed a great overlap, although some differences also emerged:

Food items	Occurrence frequencies (%) in April–September		x^2	p
	Badger (KILJUNEN 1973)	Raccoon dog (present study)		
Plants	18	70	13.444	<0.001
Amphibians	13	43	5.633	<0.025
Carcasses and plant remnants	8	35	4.905	<0.050
Number of stomachs	24	23		

The invertebrates are the preferred food items of the badger (Kiljunen 1973), though their frequency of occurrence does not differ significantly from that found in the raccoon dog. In southern and central Sweden, for example, Skoog (1970) listed the preferred food items of the badger as being earthworms, insects, plants and small mammals. Both the raccoon dog and the badger are omnivorous species, and this obviously helps them to live in close proximity even though their food preferences overlap. According to Heptner et al. (1974) both species prefer to the same type of den, and competition for these may well be heavier than for food.

In conclusion, our results suggest that the raccoon dog has succeeded in changing its food habits when living in Finland, some distance from its original distribution area. It feeds on cultivated plants only in small quantities and it cannot be considered harmful to game animals on the evidence of the present material. No real competition with the badger for food can be thought to exist, since both species have a very versatile diet.

Acknowledgements

We wish to express our sincere thanks to the taxidermist Pentti Alaja and to Dr. Eino Savolainen of the Natural History Department of Kuopio Museum for their assistance in collecting the material for this study. Our colleagues Mr. Juhani Itämies FL, Mr. Heikki Kangasperko FM, Mr. Jorma Kyrki FM and Mr. Eino Merilä of the Zoological Museum, University of Oulu, gave us many valuable hints in identifying the birds and insects, and we are also indebted to Mr. Tauno Ulvinen FL, Curator of the Botanical Museum, University of Oulu, for his help in identifying the plant remains. Mr. Malcolm Hicks M. A., kindly improved the English of the manuscript.

Zusammenfassung

Die Zusammensetzung der Nahrung des Marderhundes Nyctereutes procyonoides Gray, 1834 in Finnland

Die Nahrung des Marderhundes *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 wurde in Mittel- und Südostfinnland in den Jahren 1957–1978 untersucht. Der Inhalt der Mägen von 45 erbeuteten Marderhunden wurde makroskopisch analysiert. Die Zusammensetzung der Nahrung wird sowohl nach Häufigkeit des Vorkommens als auch nach Anzahl der verschiedenen Nahrungsobjekte dargestellt.

Während der schneefreien Zeit besteht die Nahrung des Marderhundes hauptsächlich aus kleinen Säugetieren (in 64,3% der Mägen), Pflanzen (60,7%) und Amphibien (50,0%). Im Winter waren Aas (92,9%), kleine Säugetiere (50,0%) und Pflanzen (42,9%) die wichtigsten Nahrungsobjekte.

In Finnland, in der nordwestlichen Region seines heutigen Verbreitungsgebietes, hat der Marderhund deutlich seine Freßgewohnheiten ändern können. Besonders wenn Schnee liegt (bei Unterbrechungen der Winterruhe) bilden Schlachtreste und Aas einen beträchtlichen Teil seiner Nahrung. Die Konkurrenz zwischen Marderhund und Dachs (*Meles meles*) wird durch die Tatsache, daß beide Arten Allesfresser sind, und durch die unterschiedliche Bevorzugung der Nahrungsobjekte gemildert.

References

Bannikov, A. G. (1964): Biologie du chien viverrin en U.R.S.S. Mammalia **28**, 1–39.

Barbu, P. (1972): Beiträge zum Studium des Marderhundes, *Nyctereutes procyonoides ussuriensis* Matschie, 1907, aus dem Donaudelta. Säugetierkdl. Mitt. **20**, 375–405.

*Heller, M. K. (1959): Biologie du chien viverrin de l'Oussouri acclimaté dans le nord-ouest de la partie européenne de l'U.R.S.S. Travaux de l'Institut de recherches scientifiques sur l'élevage des régions du nord. Tome **9**.

Heptner, V. G.; Naumov, N. P.; Jürgenson, P. B.; Sludski, A. A.; Cirkova, A. F.; Bannikov, A. G. (1974): Band II. Seekühe und Raubtiere. In: Die Säugetiere der Sowjetunion. Ed. by V. G. Heptner; N. P. Naumov. Jena: Gustav Fischer Verlag. pp. 1–1006.

Ikeda, H.; Eguchi, K.; Ono, Y. (1979): Home range utilization of a raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides viverrinus*, Temminck, in a small islet in Western Kyushu. Jap. J. Ecol. **29**, 35–48.

**Ivanova, G. I. (1962): Vergleichende Charakteristik der Ernährung von Fuchs, Dachs und Marderhund im Woronesher Naturschutzgebiet. Wissenschaftliche Schriften des pädagogischen Instituts Moskau 186.

Kiljunen, K. (1973): Mäyrän (*Meles meles*) ravinto Itä-Suomessa. Unpubl. dissertation, Dept. Zool., University of Oulu.

Korneew, A. (1954): Der Marderhund in der Ukraine. Tr. Zoomuzea, Kiev. gos. Universit. **4, 13–72.

Kritska'a, T. I. (1961): The role of the raccoonlike dog (*Nyctereutes procyonoides*) in the biocenose of the Manych Steppe. Zool. Zhurn. **40**, 788–790. (In Russ., English summary).

**Morozov, V. F. (1948): Ergebnisse der Einbürgerung des Marderhundes in den Gebieten Leningrad und Nowgorod. Arbeiten des Unions-Forschungsinstituts für Erwerbsjagd 8.

Morozov, V. F. (1953): Akklimatizaci'a ussurijskogo enota (*Nyctereutes procyonoides* Gray) kak primer uspešnykh zverej evripejskoj territorii SSSR. Zool Zhurn. **32**, 524–533.

Naaber, J. (1971): Kährikkoer. Eesti Loodus **14**, 449–455.

Nowak, E.; Pielowski, Z. (1964): Die Verbreitung des Marderhundes in Polen im Zusammenhang mit seiner Einbürgerung und Ausbreitung in Europa. Acta theriol. **9**, 81–110.

Nyholm, E. (1972): Mäyrä. In: Suomen Nisäkkäät. II. Ed. by L. Siivonen. Keuruu: Otava. pp. 264–275.

Prusaite, J. (1960): Usūrino šuns (*Nyctereutes procyonoides* Gray) plitimas ir mityba Lietuvoje. Lietuvos Tsr. Mokslu Akademijos Darbai, Serija C. **2**, 125–140.

Rukovskij, N. N. (1950): Materialy po pitni'u enotovidnoj sobaki v Astrakhanskoj oblasti. B'ulleten'M. O-va Isp. Prirody, Otd. Biologii, T. **55** (5), 33–34.

**Samusenko, É. G.; Golodusko, B. Z. (1961): Die Ernährung des Marderhundes in Belorussland. Sammelband Fauna und Ökologie der Landwirbeltiere Belorusslands.

Siivonen, L. (1972): Supikoira. In: Suomen Nisäkkäät. II. Ed. by L. Siivonen. Keuruu: Otava. pp. 140–148.

— (1977): Pohjolan nisäkkäät (Mammals of Northern Europe). Keuruu: Otava.

Skoog, P. (1970): The food of the Swedish badger, *Meles meles* L. Viltrevy **7**, 1–120.

Sorokin, M. G. (1956): Biologische und morphologische Veränderungen des im Gebiet Kalinin eingebürgerten Marderhundes. Wissenschaftliche Schriften des Kaliner Pädagogischen Instituts **20.

Yamaguchi, Y. (1976): A short note on the Japanese racoon dogs (*Nyctereutes procyonoides viverrinus*) with stomach contents. Bull. Kanagawa Pref. Mus. Natur. Sci. **9**, 73–76. (In Japan., English summary).

*Cited in Bannikov, A. G.

**Cited in Heptner, V. G., et al.

Authors' addresses: Pirkko Viro, Department of Zoology, University of Oulu, SF-90100 Oulu 10; Heimo Mikkola, Department of Zoology, University of Kuopio, P. O. B. 138, SF-70101 Kuopio 10

Sebaceous glands of the anal sacs of Genetta tigrina (Schreber, 1778)

By F. I. B. Kayanja and H. Schliemann

Department of Veterinary Anatomy and Histology, Makerere University, Kampala, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg

Receipt of Ms. 27. 3. 1980

Abstract

Studied the sebacous glands of the anal sac wall of *Genetta tigrina* by means of light and electron microscopy. The anal sac wall of *Genetta* contains two elaborate complexes of sebaceous glands. The glandular epithelium consists of peripheral cells lying against the basal lamina, intermediate and mature cells. The intermediate cells are the most active cells according to their ultrastructure. The cytoplasm contains mitochondria with a mixture of tubuli and cristae, filaments, lipid droplets, elaborate smooth endoplasmic reticulum, and rigidly patterned crystalloids. The latter are associated with the granular endoplasmic reticulum. The ultrastructure of these cells suggests a steroidogenic role.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4601-0026 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 26–35

ISSN 0044-3468/InterCode: ZSAEA 7

Introduction

Chemical signals play an important role in mammalian social communication. Although several sources of pheromones in mammals exist, skin glands are most essential as sources of odours.

The glandular organs of the mammalian integument have been dealt with by SCHAFFER (1940) in his still unique synopsis. ORTMANN (1960) has written a comprehensive article on the skin glands of the anal region of mammals. According to these authors, viverrids are endowed with typical glandular organs in the genito-anal region, i. e. the perineal organs and the anal sacs (see also POCOCK 1915a, 1915b, 1916). Doubtlessly, these glandular organs are used for scent marking, as has been reported by DÜCKER (1965) for several species, and by GORMAN et al. (1973) for *Herpestes auropunctatus*. However, the behavioural significance of the scent remains inadequately understood, and obviously observations of free-ranging viverrids are still lacking.

The anal sacs are paired glandular organs which open in the anus and which are present not only in viverrids but also in other carnivores. Their structure and histology have been described in many species (CUYLER 1924; SCHAFFER 1940; MONTAGNA and PARKS 1948; KAINER 1954; ORTMANN 960; HASHIMOTO et al. 1963; GREER and CALHOUN 1966; GORMAN et al. 1974; ALBONE and EGLINGTON 1974; ALBONE and GRÖNNEBERG 1977). The walls of the sac, which is surrounded by a layer of striated musculature, are made up of fibrous connective tissue in which are embedded sebaceous gland complexes and coiled tubular glands in the domestic cat (KRÖLLING 1927; GREER and CALHOUN 1966). The lion and tiger have glands which basically resemble those of the domestic cat. In the dog, the anal sac wall contains predominantly coiled tubular apocrine glands alone, sebaceous glands being confined to the wall of the duct (ALBONE and GRÖNNEBERG 1977). These authors also described the anal sacs of *Vulpes vulpes* as similar to those of the dog (ALBONE and EGLINGTON 1974; ALBONE and GRÖNNEBERG 1977). According to SCHAFFER (1940), in H*erpestes ichneumon* the anal sac wall contains sebaceous glands and apocrine tubular glands as well. This has also been found by GORMAN et al. (1974) for *Herpestes auropunctatus* and by ORTMANN (1960) for *Genetta* and *Ichneumia*.

ALBONE and GRÖNNEBERG (1977) noted a relationship between the type of secretions and the histological organization of the anal sacs. They found that the anal sac secretions of the lion were richer in lipid and contained more complex, less uniform mixtures of lower molecular weight lipids than the anal sac secretion of the red fox. GORMAN et al. (1974) and ALBONE et al. (1971) have drawn attention to the fact that the odourous secretions of *Herpestes* and *Vulpes* are rich in volatile fatty acids, so constituting an important part of the scent. These carboxylic acids, among others, are products of microbial activity. The sebum of the sebaceous glands and the secretion of the apocrine glands serve as the substratum for producing the volatile fatty acids by bacteria.

This paper addresses itself to the problem of the histology and ultrastructure of the sebaceous gland complexes of the anal sacs of *Genetta* about which nothing is known. On the microscopic anatomy of the anal sacs, the histology and ultrastructure of the apocrine sweat glands will be reported elsewhere.

Materials and methods

Two female genets, *Genetta tigrina* (Schreber, 1778), were trapped from the countryside around Kampala. They were kept in cages for one week during which time they remained in good health and were fed on a meat diet. The animals were killed with chloroform and tissues were initially fixed in FG-trinitro fixative (ITO and KARNOVSKY 1968), post-fixed in osmium tetroxide, and after dehydration, embedded in Epon-Araldite. Tissues for investigation were taken only from the anal sac wall. In addition, the anal sac of a male specimen of *Genetta tigrina* from the vicinity of Nairobi was used for light microscopy. These slides were stained with Pasinis trichrome stain.

Results

Histology

The predominant light microscopic features of the anal sac wall of *Genetta tigrina* – besides the tubular glands surrounding the anal sac cavity underneath the epithelium and a connective tissue layer – were the two complexes of sebaceous glands (Fig. 1). Lobes in different stages of maturity are present, as well as new acini, which are in direct contact with ducts which lead into the anal sac lumen. The mature lobes with secretion are most conspicuous. The acini are separated from each other by thin layers of a well-vascularised connective tissue comparatively rich in collagenous fibers.

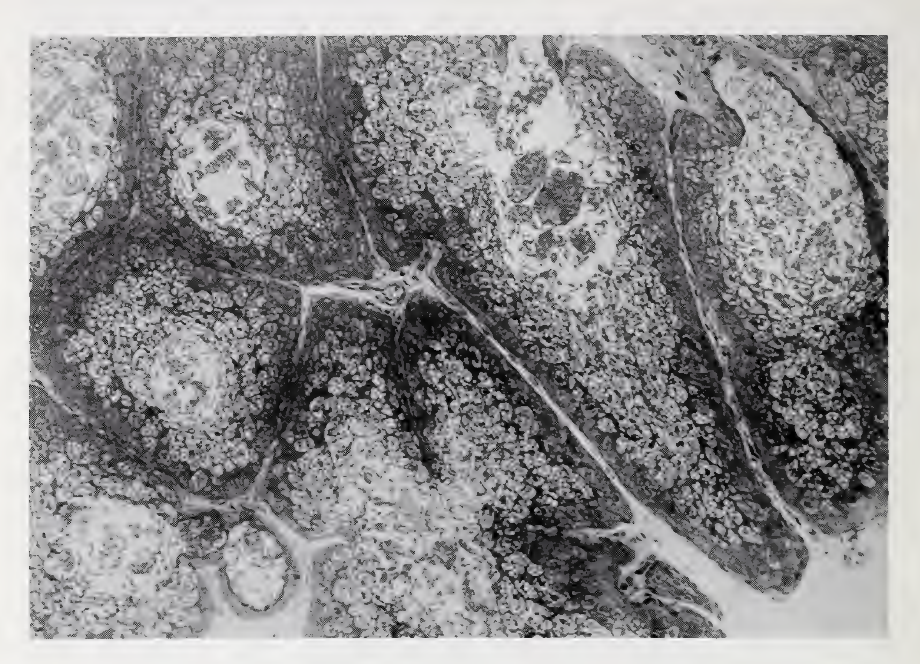


Fig. 1. A section through the anal sac wall of *Genetta tigrina* showing the sebaceous glands. (Toluidine blue X 150)

The peripheral cells lying against the basal lamina have elongated nuclei containing notable amounts of heterochromatin (Fig. 2). Their compact cytoplasm stains deeply. Beyond the peripheral cells are intermediate cells. The latter contain the least amount of heterochromatin in the usually spherical nuclei carrying distinct nucleoli. In the cytoplasm, many small vacuoles are found. The mature glandular cells lie nearest the lumen. Their nuclei often have an irregular outline and their cytoplasm contains large vacuoles.

The sebaceous gland ducts are lined by a stratified squamous epithelium which comprises up to four cell layers.

Ultrastructure

A basal lamina separates the acinar cells from the connective tissue between the acini (Fig. 3). The peripheral cells lying next to the basal lamina have nuclei with large clumped deposits of heterochromatin. Within the cytoplasm are large amounts of free ribosomes, occasional glycogen granules and coated vesicles near the plasma membrane. Filaments are also present in the cytoplasm as well as mitochondria and lipid droplets. The lipid droplets contain an elec-

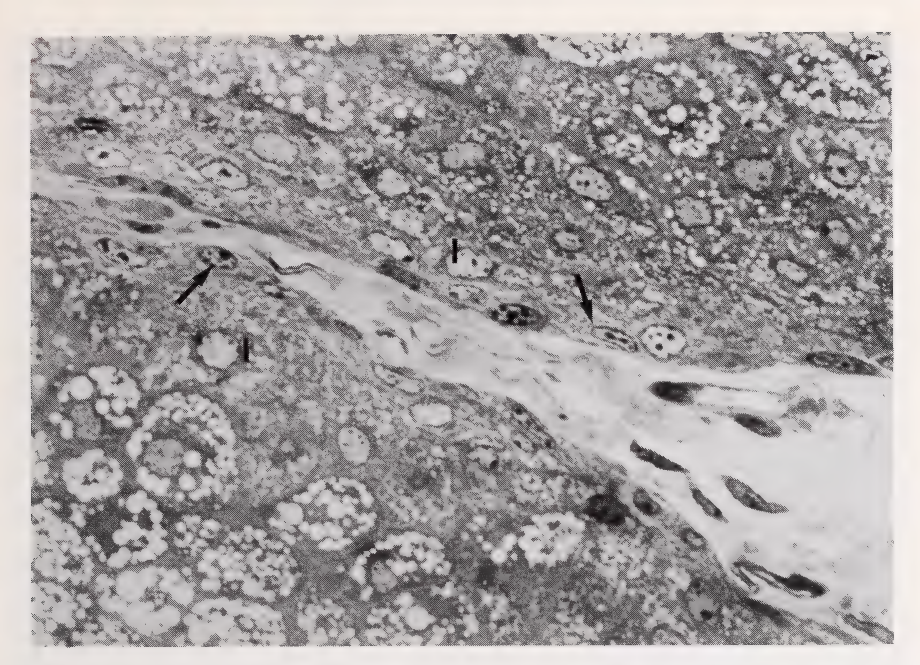


Fig. 2. A section through the periphery of two adjacent acini. The peripheral cells (arrows) have nuclei with much heterochromatin. The intermediate cell nuclei contain less heterochromatin (I). The mature luminal cells show extreme vacuolation. (Toluidine blue X 900)

tron-lucent product, which is not extracted during the processing of the tissues. These membrane-bound lipid droplets are of the type normally found in many cell types. The endoplasmic reticulum is generally poorly developed in the peripheral cells. The basal plasma membrane of the peripheral cells is sometimes thrown into microvillous formations, which are tucked up between the cell and the basal lamina.

As the intermediate cells develope, the amount of heterochromatin in their nuclei is reduced so that the fully formed intermediate cells contain large amounts of euchromatin in their nuclei. The cytoplasm contains many mitochondria with a dark matrix and a mixture of tubular and lamellar cristae. The endoplasmic reticulum is elaborate in the intermediate cells. Whorls of cisternae and tubules of smooth endoplasmic reticulum are present in the cytoplasm as well as lipid droplets (Figs. 4 and 5). Free ribosomes, isolated tubules of granular endoplasmic reticulum and filaments are also present in the cytoplasm. A patterned crystalloid is present in the cytoplasm of the intermediate cells. It is developing even in the earliest differentiated intermediate cells (Fig. 4). The crystalloid contains ribosomes and membranes (Figs. 4, 5, 6). In areas where the crystalloid will probably form, the ribosomes, which are abundant in the cytoplasm, take on neat parallel and linear patterns in association with tubular and cisternal membranes of the endoplasmic reticulum. The fully formed crystalloid has linear parallel arrays of ribosomes and tubules cut in cross-section in one plane (Fig. 6). There is a repeating sequence of closer lines followed by wider lines (Fig. 6). In other planes the arrangement of ribosomes forms a zig-zag pattern with the membranes of the endoplasmic reticulum (Fig. 5). The crystalloid is often closely associated with filaments. The intimate relationship of ribosomes and membranes sometimes gives the impression that the granules are on the inside of the tubules (Fig. 6). Cytoplasmic organelles, especially mitochondria, may be trapped inside the crystalloid.

The Golgi complex is well developed with several elements in the intermediate cells. Clo-

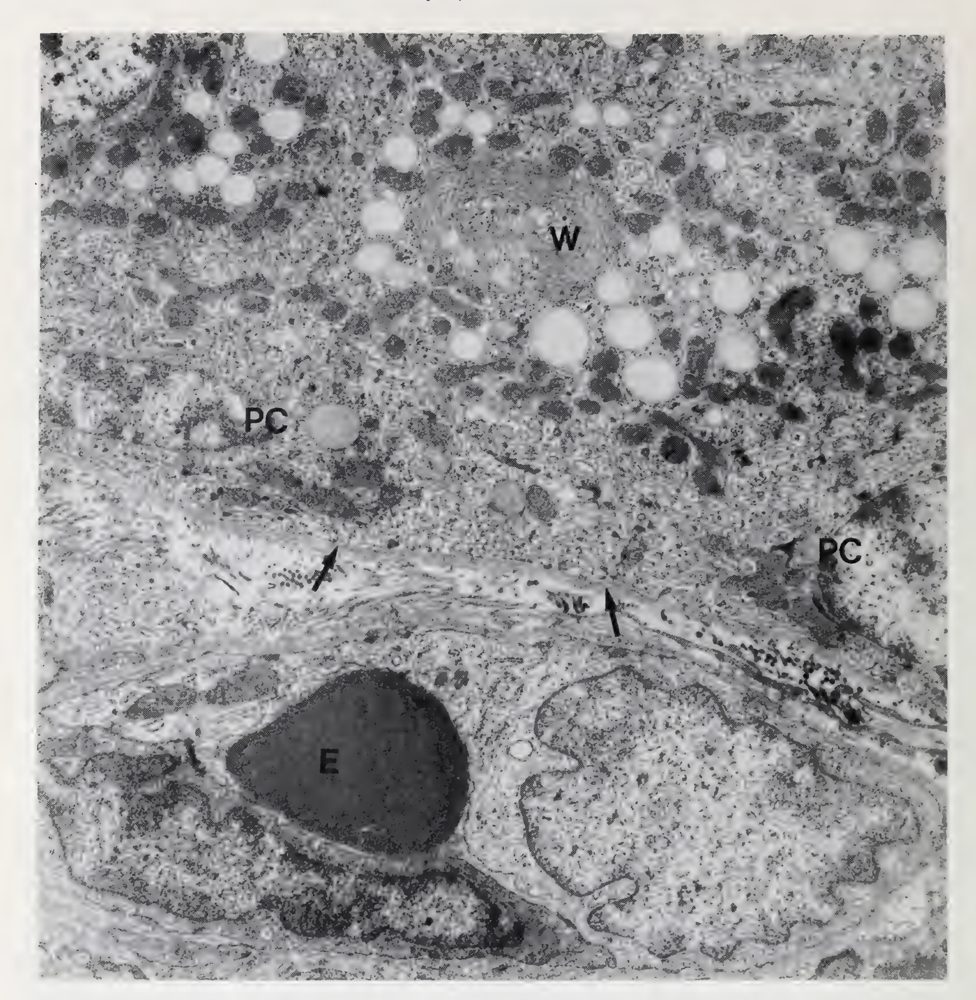


Fig. 3. The periphery of an acinus. (E) is an erythrocyte in the lumen of a blood capillary in the inter acinar connective tissue. Note the basal lamina (arrow), and the peripheral cell (PC). The intermediate cells contain whorled cisternae of smooth endoplasmic reticulum (W), many mitochondria, and extracted lipid droplets. (X 11,000)

sely associated vesicles may form curved linear series along one face of the Golgi element. Membrane-bound lipid droplets form a prominent feature of the intermediate cell cytoplasm. Most droplets appear empty, the contents having been extracted during processing, but a few still contain peripheral residual lipid in association with an extracted interior. Membrane-bound bodies, containing a fine granular material of intermediate electron density, are present in the intermediate cell cytoplasm. They occur in the vicinity of smooth endoplasmic reticulum and resemble the "inclusion bodies" described by SISSON and FAHRENBACH (1967) (Fig. 7).

The plasma membranes of adjacent cells are occasionally encountered. Coated vesicles are often present in the vicinity of the plasma membrane.

The mature sebaceous gland cells contain nuclei with an irregularly infolded nuclear membrane. The nuclei may contain more heterochromatin than those of the intermediate cells. The cytoplasm of the mature cells is filled mainly with large empty spaces, the contents

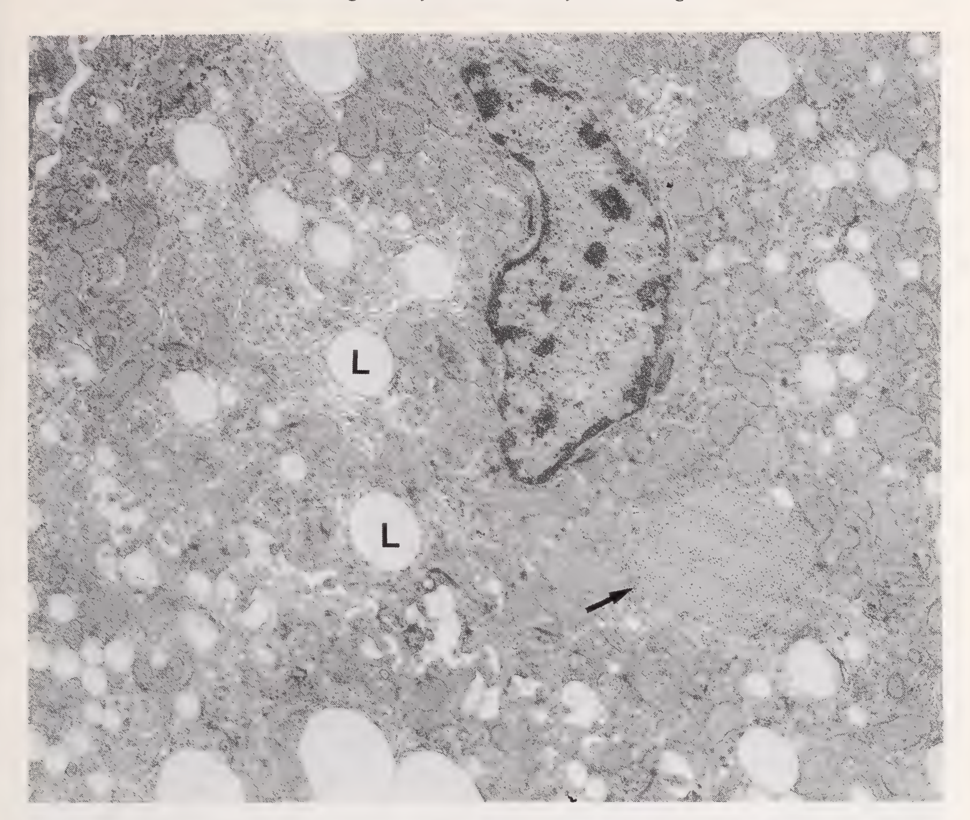


Fig. 4. The early intermediate cell. Note the many mitochondria, the smooth endoplasmic reticulum associated with extracted lipid droplets (L), and the crystalloid (arrow). (X 11,000)

of which are extracted during processing of the tissue. The cytoplasm forms thin strands between the large empty spaces. Crystalloids are present where adequate amounts of cytoplasm are present to contain them.

Discussion

Albone and Grönneberg (1977) and Albone and Eglington (1974) commented on the histological similarity between the anal sacs of the red fox and the dog, on the one hand, and those of the domestic cat, tiger and lion, on the other. They correlated this structure with some similarity in the type of secretion, and indicated that the anal sac secretion of felids is richer in lipid than that of canids. The elaborate development of sebaceous gland complexes described in *Genetta* corresponds in a certain way with the findings of Albone and Grönneberg (1977). These authors suggested that there is better development of the sebaceous glands in felids. According to our results this is true also for *Genetta* (see also Ortmann 1960), and it applies even more to *Herpestes* (Gorman et al. 1974), where many sebaceous glands besides apocrine sweat glands are found in the anal sac wall.

The units of the sebaceous gland complexes of the anal sac wall are easily identified because of their resemblance to the sebaceous glands of the skin (Ebling 1970). The peripheral cells are not yet activated for secretion according to their ultrastructure. Initiation of secretory activity is most probably what transforms peripheral cells into intermediate cells. The latter are the most active cells in this glandular epithelium. The elaborate development of the

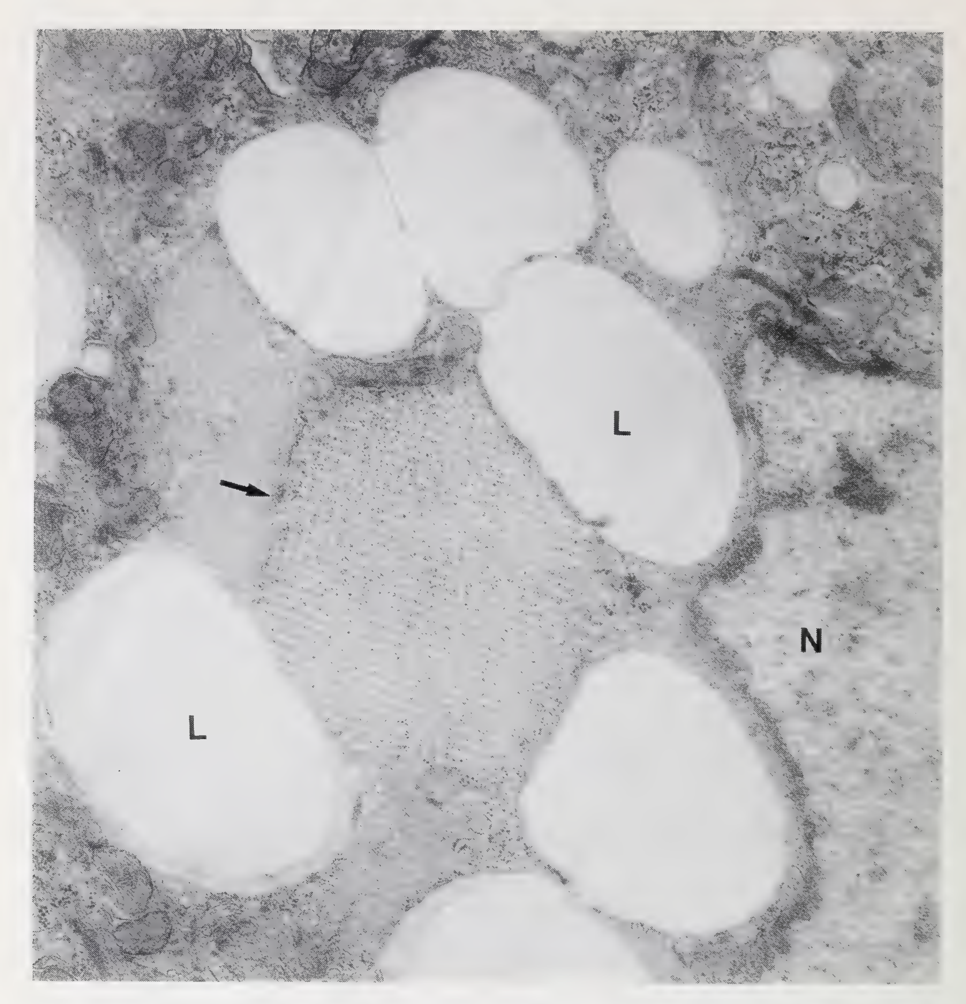


Fig. 5. The intermediate cell. Note the nucleus (N), lipid droplets (L), filaments, and the crystalloid (arrow) in the centre of the picture. (X 24,000)

smooth endoplastic reticulum, the presence of lipid droplets, and the mitochondria having tubular cristae are all indications that these cells are involved in steroidogenesis.

Sisson and Fahrenbach (1967) described the fine structure of a crystalloid formed by differentiation of the agranular endoplasmic reticulum in the interstitial cells of the antebrachial organ of the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). These authors suggested that the crystalloid was probably the chief organelle of steroid synthesis. The Reinke crystalloid of human Leydig cells is not composed of agranular endoplasmic reticulum (Fawcett and Burgos 1960; Yamada 1962). Similarly the crystalloid we have described in *Genetta* is different from that described by Sisson and Fahrenbach (1967) in that it appears to be associated with the granular endoplasmic reticulum. The part this organelle plays in the secretory activity of the cells remains to be elucidated. Its ultrastructure has widened the spectrum of crystalloids which occur in steroidogenic cells.

The "inclusion bodies" described in this paper resemble those noted by Christensen and Fawcett (1966) in Leydig cells of mice and those seen by Sisson and Fahrenbach

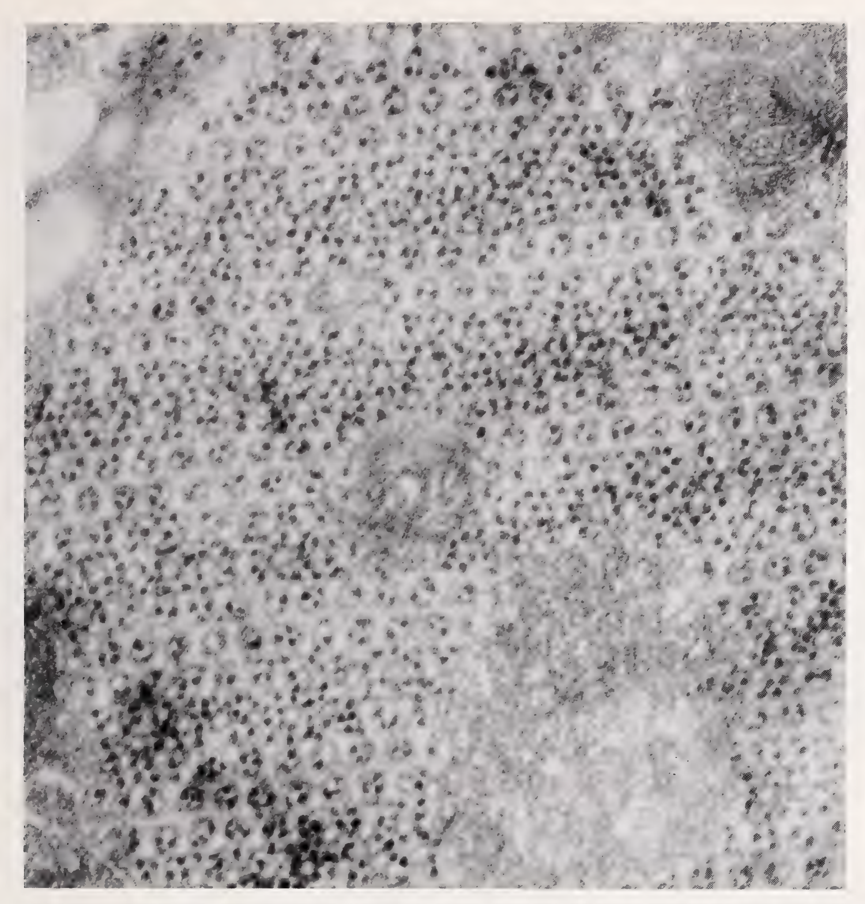


Fig. 6. Portion of a late intermediate cell showing the crystalloid. Note the tubule-ribosome relationship and trapped organelles. (X 78,000)

(1967) in the interstitial cells of the primate cutaneous organ. The latter authors suggested that these may be storage organelles.

Acknowledgements

We are deeply indebted to Mr. MUHAMED NDAWULA and Mr. LIVINGSTONE JEMBA for help in obtaining the animals. We thank Dr. W. B. NEAVES for providing facilities for electron microscopic investigations and Miss CATHERINE GIDDINGS for excellent technical assistance. We are grateful to the Ford Foundation for providing funds to enable Dr. KAYANJA to travel to the Department of Cell Biology of the Southwestern Medical School at Dallas where much of the work was done during Dr. KAYANJA's sabbatical.

Zusammenfassung

Die Talgdrüsen der Analbeutel von Genetta tigrina (Schreber, 1778)

Die Wandung der Analbeutel von *Genetta* enthält zwei Komplexe von Talgdrüsen. Das Drüsenepithel besteht aus peripheren Zellen an der Basalmembran, intermediären und reifen Zellen. Die intermediären Zellen müssen nach ihrer Ultrastruktur als die aktivsten angesehen werden. Ihr Zytoplasma enthält Mitochondrien mit Cristae und Tubuli, Filamente, Lipidtröpfchen, ein ausgedehntes glattes endoplasmatisches Retikulum, sowie durch regelmäßige Anordnung der Baubestandteile ausgezeichnete Kristalloide. Letztere sind mit dem granulären endoplasmatischen Retikulum verbunden. Die Ultrastruktur dieser Zellen weist auf ihre Rolle als steroidbildende Elemente hin.

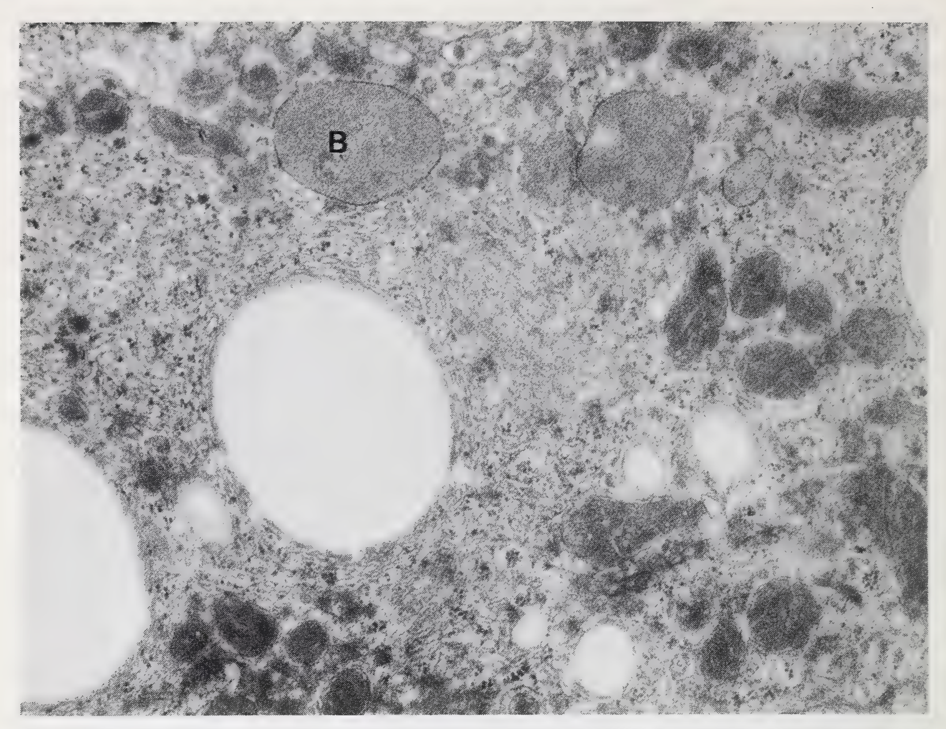


Fig. 7. Portion of an intermediate cell showing lipid droplets, endoplasmic reticulum and membrane bound bodies (B). (X 28,000)

References

Albone, E. S.; Eglington, G. (1974): The anal sac secretion of the red fox (*Vulpes vulpes*) its chemistry and microbiology. A comparison with the anal sac secretion of the lion (*Panthera leo*). Life Sci. **14**, 387–400.

Albone, E. S.; Gosden, P. E.; Ware, G. C. (1976): Bacteria as a source of Chemical Signals in Mammals. In: Chemical Signals in Vertebrates. Ed. by D. Müller-Schwarze and M. M. Mozell. New York and London: Plenum Press. 35–44.

Albone, E. S.; Grönneberg, T. O. (1977): Lipids of the anal sac secretions of the red fox (*Vulpes vulpes*) and the lion (*Panthera leo*). J. Lipid Res. **18**, 474–479.

Christensen, A. K.; Fawcett, D. W. (1966): The fine structure of testicular interstitial cells in mice. Am. J. Anat. **118**, 551–572.

Cuyler, W. K. (1924): Observations on the habits of the striped skunk (*Mephitis mesomelas varians*). J. Mammalogy **5**, 180–189.

Dücker, G. (1965): Das Verhalten der Viverriden. In: Handbuch der Zoologie. Ed. by. J.-G. Helmcke, H. v. Lengerken, D. Starck, H. Wermuth. Berlin: De Gruyter. Vol. **8**, 1–48.

Ebling, F. J. G. (1970): Sebaceous glands. In: An introduction to the biology of the skin. Ed. by R. H. Champion, T. Gillman, A. J. Rook, R. T. Sims. Philadelphia, PA.: F. A. Davis Comp.

Fawcett, D. W.; Burgos, M. H. (1960): Studies on the fine structure of the mammalian testis. II. The human interstitial tissue. Am. J. Anat. **107**, 245–269.

Gorman, M. L.; Nedwahl, D. B.; Smith, R. M. (1974): An analysis of the contents of anal scent pokkets of *Herpestes auropunctatus* (Carnivora: Viverridae). J. Zool., Lond., **172**, 389–399.

Greer, M. B.; Calhoun, M. L. (1966): Anal sacs of the cat, *Felis domesticus*. Am. J. Vet. Res. **27**, 773–781.

Hashimoto, Y.; Eguchi, Y.; Arakawa, A. (1963): Histological observations on the anal sac and its glands on a tiger. Japan J. Vet. Sci. **25**, 29–31.

Ito, S.; Karnovsky, M. J. (1968): Formaldehyde-glutaraldehyde fixatives containing trinitro compounds. J. Cell Biol. **39**, 168 a.

Kainer, R. A. (1954): The gross anatomy of the digestive system of the mink. II. The midgut and the hindgut. Am. J. Vet. Res. **15**, 91–97.

Krölling, O. (1927): Entwicklung, Bau und biologische Bedeutung der Analbeuteldrüsen bei der Hauskatze. Z. Anat. Entwickl. **82**, 22–69.
Montagna, W.; Parks, H. F. (1948): A histochemical study of the glands of the anal sac of the dog. Anat. Rec. **100**, 297–315.
Ortmann, (1960): Die Analregion der Säugetiere. In: Handbuch der Zoologie. Ed. by J.-G. Helmcke, H. v. Lengerken, D. Starck, H. Wermuth. Berlin: De Gruyter. Vol. **8**, 1–68.
Pocock, R. J. (1915): On the Feet and Glands and other External Characters of the Paradoxurine Genera *Paradoxurus, Arctictis, Arctogalidia* and *Nandinia*. Proc. Zool. Soc. Lond. 387–412.
— (1915): On the Feet and Glands and other External Characters of the Viverrinae, with the description of a new Genus. Proc. Zool. Soc. Lond. 131–149.
— (1916): On the external characters of the mongoose (Mungotidae). Proc. Zool. Soc. Lond. 349–374.
Schaffer, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere. Berlin und Wien: Urban & Schwarzenberg.
Sisson, J. K.: Fahrenbach, W. H. (1967): Fine structure of the steroidogenic cells of a primate cutaneous organ. Am. J. Anat. **121**, 337–368.
Yamada, E. (1962): Some observations on the fine structure of the interstitial cell in the human testis. In: Fifth International Congress for Electron Microscopy. Ed. by S. S. Breese. New York: Academic Press. Vol. 2.

Authors' addresses: Prof. Dr. F. I. B. Kayanja, Department of Veterinary Anatomy and Histology, Makerere University, Box 7062, Kampala, Uganda; Prof. Dr. H. Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

Einige Beobachtungen zum Paarungs- und Lautgebungsverhalten von Irbissen (Uncia uncia) im Zoologischen Garten[1]

Von I. Rieger und G. Peters

Aus dem Zoologischen Garten Zürich und dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Arbeitsgruppe Wuppertal

Eingang des Ms. 24. 1. 1980

Abstract

Observations on the mating and vocal behaviour of snow leopards (Uncia uncia) in zoological gardens

Studied the mating and vocal behaviour of snow leopards (*Uncia uncia*) in captivity. Copulations were monitored by 12h continuous tape recording when direct observation was not possible. This method was adequate because male snow leopards produce a typical high intensity call at the end of each copulation. Copulations occur in bouts interspersed by phases of variable duration with little or no copulatory activity.

The vocal repertoire of snow leopards during mating behaviour was analyzed spectrographically.

Einleitung

Das Paarungsverhalten der Feliden ist bei allen bisher untersuchten Arten dieser Familie in seinem Ablauf ziemlich einheitlich (Leyhausen 1979). Die Paarungen ziehen sich über mehrere Tage hin; die Tiere kopulieren viele Male. Bisweilen läßt sich ein ♀ auch während einer Hitzeperiode von mehreren ♂♂ begatten.

[1] Über einen Teil der Ergebnisse wurde auf der 53. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Zürich, 24.–28. 9. 1979, berichtet.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4601-0035 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 35–48

ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

Verschiedene Autoren haben Zahlen zur Häufigkeit der Begattungen bei Löwen (KÜHME 1966; SCHALLER 1972; ELOFF 1973; RUDNAI 1973; EATON 1974), Tigern (SANKHALA 1967, 1978; KLEIMAN 1974) sowie einigen anderen *Panthera*-Arten veröffentlicht (u. a. FREEMAN 1975; LANIER und DEWSBURY 1976; EATON 1977, 1978; KOIVISTO et al. 1977; SCHALLER 1977; WITT 1978). Die Angaben zur Kopulationshäufigkeit (Kopulationen pro Tag bzw. pro Stunde) basieren für die meisten Arten auf stichprobenartigen Beobachtungen, von denen aus dann auf die gesamte Paarungszeit extrapoliert wurde. Ziel dieser Untersuchung ist es, die genaue zeitliche Verteilung der Kopulationen während der Paarungsperiode sowie für den Paarungsverlauf typische Lautäußerungen des Irbis zu erfassen.

Material und Methode

Nachfolgend stellen wir anhand einiger Beobachtungen zum Paarungsverhalten des Irbis (*Uncia uncia*) eine Methode vor, die es ohne größeren technischen Aufwand und ohne dauernde Anwesenheit eines Beobachters erlaubt, Deckakte von Feliden unter Zoobedingungen fortlaufend über einen längeren Zeitraum hin mit relativ großer Genauigkeit zu erfassen. Das Verfahren beruht darauf, daß ♂♂ und/oder ♀♀ vieler Arten dieser Familie die Begattung mit typischen Lautäußerungen begleiten (PETERS 1978). So äußert das Irbis-♂ gegen Ende des Deckaktes einen für diese Art charakteristischen, lautstarken Ruf.

Da die Immissio penis im dichten Fell der Irbisse nicht zu sehen ist und auch Friktionsbewegungen bisweilen kaum zu beobachten sind, sehen wir den abschließenden Paarungsschrei des ♂ als Kriterium einer vollendeten Kopulation an. Vorzeitig abgebrochene Deckakte ohne Paarungsschrei sind außerdem durch heftige Abwehrreaktionen des ♀ gegenüber dem ♂ gekennzeichnet. Eine kontinuierliche Tonbandaufzeichnung ermöglicht es so, Zahl und Zeitpunkt aller Deckakte zu registrieren.

Für die vorliegende Untersuchung wurden Beobachtungen an den Irbissen des Zoologischen Gartens Zürich ausgewertet. Zum Zeitpunkt der Beobachtungen lebten in Zürich 1,2 adulte Irbisse zusammen. Das Verhalten dieser drei Tiere und deren 1977 geborener Nachkommen wurde drei Jahre lang eingehend untersucht. Über die Haltung der Irbisse im Züricher Zoo berichtete WEILENMANN (1978).

Tabelle 1

Irbisse (Uncia uncia) im Zoologischen Garten Zürich, deren Paarungsverhalten für diese Untersuchung ausgewertet wurde

Geschlecht	Name	geb.	Herkunft
♂	Walo	2.5.72	Zoo Helsinki, 1. Zoogeneration, Handaufzucht
♀	Andra	1971 oder früher	UdSSR, Wildfang
♀	Arga	1973	UdSSR, Wildfang

Als Kontrollgerät für die Lautaufzeichnung diente ein Tonbandgerät UHER Royal de Luxe mit Netzanschluß. Mit einem Triple-Tonband AGFA Pe 66 (18 cm Spule) erlaubt diese Ausrüstung bei einer Aufzeichnungsgeschwindigkeit von 2,4 cm/s eine kontinuierliche Aufnahmedauer von 12 Stunden. Ein Mikrophon SENNHEISER MD 421 N (Einstellung ‚M') war auf dem Stativ so am Irbis-Gehege angebracht, daß bei der am Tonbandgerät eingestellten Aussteuerung alle Geräusche im Gehege über einer relativ geringen Intensität aufgezeichnet wurden. Zur Auswertung wurden die Kontrollbänder mit der 8-fachen Geschwindigkeit (19 cm/s) abgehört. Auch bei dieser Abspielgeschwindigkeit ließ sich der typische Laut des ♂ in den meisten Fällen einwandfrei identifizieren. In Zweifelsfällen wurde der entsprechende Bandabschnitt mit der Originalgeschwindigkeit abgehört. Auf diese Weise ermittelten wir die Gesamtzahl der Kopulationen während des Kontrollzeitraums sowie ihre zeitliche Verteilung darin.

Die lautspektrographisch ausgewerteten Tonbandaufnahmen wurden mit den Mikrophontypen SENNHEISER MD 421 N und MD 421-2 auf einem netzunabhängigen Tonbandgerät UHER Report 4200 Stereo einspurig mono mit 19 cm/s aufgezeichnet. Das Vorgehen bei Lautaufzeichnung und lautspektrographischer Auswertung hat PETERS (1978) beschrieben.

Ergebnisse

Paarungsverhalten

Im folgenden stellen wir das Paarungsverhalten der im Zoologischen Garten Zürich gehaltenen Irbisse dar und vergleichen es mit dem wenigen, das in der Literatur von anderen im Zoo lebenden Individuen beschrieben wurde. Freilandbeobachtungen hierzu gibt es nicht.

Das Paarungsverhalten läßt sich unterteilen in 1. die einleitende Phase, 2. die Begattung und 3. die nachfolgende Trennung der beiden Partner und die sich unmittelbar anschließenden Verhaltensweisen des ♂ und des ♀.

Paarungsinitiative

Es ist häufig schwierig festzustellen, welches von zwei oder mehreren Individuen es war, das einen bestimmten Verhaltensaustausch eingeleitet bzw. ausgelöst hat. Der menschliche Beobachter kann gar nicht alle gegenwärtigen wie vergangenen Faktoren erfassen, die zu dem beobachteten Verhaltensablauf führten.

Für die Zwecke dieser Untersuchung haben wir ‚Initiative' wie folgt definiert: Mindestens 15 s müssen verstrichen sein, seit die Partner positiv aufeinander Bezug nahmen; das erste Tier, das danach ein anderes ‚begrüßte' (mit Köpfchengeben, Präsentieren, Analfeldschnuppern), war der ‚Initiator', wenn das Verhalten ohne Pause zur weiteren Werbung (u. a. Belecken des Fells des Partners) und schließlich zur Begattung führte. Tabelle 2 faßt einige Angaben zu bisher in Zoos beobachteten Irbis-Paarungen und eigene Beobachtungen an den Tieren des Zürcher Zoos zusammen. Von 59 beobachteten Kopulationen ging in 27 Fällen die Initiative vom ♀, in 23 Fällen vom ♂ aus; bei 9 Deckakten war es nicht möglich, einem der beiden Partner eindeutig die Initiative zuzuschreiben. Hierbei bestehen zwischen den verschiedenen beobachteten Irbis-Paaren deutliche Unterschiede: bei einigen waren die ♀♀ eifriger als die ♂♂, bei anderen umgekehrt.

Von anderen Felidenarten ist bekannt, daß die Paarungsinitiative im Verlauf des Östrus von einem auf den anderen Partner übergehen kann (LEYHAUSEN 1979), entsprechende Beobachtungen liegen für den Irbis allerdings bisher noch nicht vor. Dennoch könnte es sein,



Abb. 1. Irbis-Kopulation, photographiert zum Zeitpunkt, in dem das ♂ den Paarungsschrei äußert. (Zoologischer Garten Zürich, 7. 1. 1977; ♂ Walo, ♀ Andra)

daß die in Tabelle 2 ersichtlichen Unterschiede in der Paarungsinitiative zwischen den verschiedenen Irbispaaren mit dadurch bedingt sind, daß die Beobachtungen zu verschiedenen Zeitpunkten im Verlauf der Paarungsperiode erfolgten.

Bei allen bisher untersuchten Irbispaaren unterscheiden sich ♀♀ und ♂♂ in den Verhaltensweisen, mit denen sie den Partner zur Paarung auffordern. Während ♂♂ zur Paarungsaufforderung vorwiegend das Fell der ♀♀ belecken, fordern ♀♀ die Kater bevorzugt mit Köpfchengeben, Präsentieren und Prusten zur Paarung auf. Der Partner reagiert auf diese Initiative mit ähnlichen Verhaltensweisen, antwortet also ebenso mit Köpfchengeben, Felllecken oder Prusten. Häufig kommt es jedoch nicht zu einer längeren Phase derartigen Kontaktverhaltens, sondern das Irbis-♀ sucht nach den ersten dieser Verhaltenselemente zwischen ihm und dem ♂ einen für die Kopulation geeigneten Ort im Gehege auf. Die Zürcher Irbisse kopulierten nicht an jeder beliebigen Stelle in ihrem Gehege, sondern taten dies nur an wenigstens 2 m^2 großen horizontalen Stellen. In einigen Fällen, wo keinem der beiden Partner die Paarungsinitiative eindeutig zugeschrieben werden konnte, suchte das ♀ gezielt eine solche Stelle auf, und das ♂, welches sich in seiner Nähe aufhielt und es ständig beobachtete, folgte ihm dann sofort dorthin. Das ♂ versuchte manchmal schon aufzureiten, während das ♀ noch auf die Stelle zuging. Dabei legte das ♂ wiederholt eine Vorderpfote auf den Rükken des ♀; dieses Verhalten ist wohl als Intention zum Aufreiten zu deuten oder als Versuch des ♂, das ♀ in die Kopulationshaltung niederzudrücken (Leyhausen 1979).

Kopulation

An einem solchen ‚Deckplatz' angelangt, nahm das ♀ die Begattungshaltung ein. Das ♂ überstieg das ♀ unmittelbar, nachdem es diese Haltung eingenommen hatte, und begann zu kopulieren. Die Begattungshaltung der Irbisse (Abb. 1) entspricht derjenigen der anderen Feliden (Leyhausen 1979). ♀♀ in den Zoos von St. Louis und Seattle kopulierten wiederholt in Rückenlage (Frueh 1968; Freeman 1975; Witt 1978); ähnliche abweichende Kopulationsstellungen sind aber auch von anderen Arten bekannt (Leyhausen 1979).

Tabelle 2

Vergleich einiger Parameter des Irbis-Paarungsverhaltens

Beobachtungen aus dem Woodland Park Zoo, Seattle (Freeman 1975; Witt 1978), Rare Feline Breeding Center, Center Hill (Lanier und Dewsbury 1976), Bronx Zoo, New York (Schaller 1977) und Zoologischer Garten Zürich (eigene Beobachtungen)

Ort Individuen	Datum	Anzahl beobachteter Kopulationen	Beob. Dauer (h)	Deckfrequenz (n pro h)	Kopulationsdauer (s)	Initiative ♂	♀
Seattle							
♂ Nicholas – ♀ Alexandra	3.2.77 8.2.77	8		1.8		6	2
Center Hill		10	1.93[1]	5.2[1]	12.9	10	–
Bronx		22	2.33	9.4		4	18
Zürich							
♂ Walo – ♀ Andra	7.1.77	12	2.25	5.3	14.6	2	4
♂ Walo – ♀ Arga	26.1.78	7	1.5	4.7	12.8	1	3
Total		59	8.01	6.4	13.4	23	27

[1] Umgerechnet aus mittlerem Paarungsabstand.

Eine Kopulation bei den Zürcher Irbissen dauerte im Mittel zwischen 12 und 15 s (Tab. 2). Diese Messungen beziehen sich jedoch nur auf während des Tages beobachtete Deckakte. Während der Deckakte traten außer den Kopulationshandlungen folgende Verhaltenselemente obligatorisch bzw. fakultativ auf: 1. Bei jeder Irbisbegattung äußerte das ♂ den charakteristischen Paarungsschrei; Deckakte ohne abschließenden Paarungsschrei sehen wir als nicht komplett an, da diese Lautäußerung nach Beobachtungen an anderen Felidenarten (PETERS 1978) wahrscheinlich im Moment der Ejakulation erfolgt. 2. Das Irbis-♂ führte nicht bei jeder Kopulation den Paarungsbiß (Nackenbiß, ANTONIUS 1939) aus.

ANTONIUS (1943) und HEDIGER (1965) sehen im Zeitpunkt des Ansetzens des Paarungsbisses ein taxonomisch zu verwertendes Merkmal. Nach ihren Beobachtungen fassen Kleinkatzen-♂♂ schon vor oder gleich zu Beginn des Deckaktes mit ihren Zähnen in das Nackenfell des ♀, während Großkatzen-♂♂ dies erst gegen Ende der Kopulation tun. Hier ist aber zu berücksichtigen, daß sowohl das Auftreten des Nackenbisses überhaupt als auch der Zeitpunkt des Ansetzens im Verlauf der Kopulation Einflüssen unterliegen, die teilweise unabhängig von der verwandtschaftlichen Stellung einer Art sind; auch Irbisse zeigen dabei eine erhebliche Varianz. Eine entscheidende Rolle spielen hier u. a. die Vertrautheit der Partner und die Begattungsbereitschaft des ♀.

Verhalten nach der Kopulation

Nach den Literaturangaben können sich sowohl Feliden-♀♀ wie -♂♂ im Anschluß an eine Begattung unterschiedlich verhalten. Oft wirft das ♀ sich gegen das ♂ herum und schlägt mit den Vorderpfoten grollend und fauchend nach ihm; das ♂ springt zurück oder wehrt den Angriff des ♀ schwach ab; dann rollt sich das ♀ oder beleckt seine Genitalregion. Alle diese Verhaltenselemente sind auch vom Irbis bekannt.

Beide ♀♀ brachen vereinzelt Deckakte vorzeitig ab, indem sie sich gegen das ♂ umwandten, es anknurrten und mit der Vorderpfote nach ihm schlugen. Nur im Anschluß an wenige Begattungen beleckten die beiden Zürcher Irbis-♀♀ ihre Genitalregion und dann auch erst einige Zeit danach, nicht gleich anschließend.

Zum Verhalten von Irbis-♂♂ nach dem Deckakt sind bisher keine Angaben veröffentlicht. Bei ♂ Walo in Zürich fiel auf, daß es innerhalb einer Minute nach dem Ende des Deckaktes in 4 von 12 Kopulationen mit ♀ Andra und 3 von 7 Kopulationen mit ♀ Arga Hinterpfotenauswischen (LEYHAUSEN 1979), eine Form des Markierens mit Urin, zeigte. Auffällig war dabei, daß die beiden ♀♀ genau in diesen Fällen auch anschließend an den Deckakt rollten, ohne daß allerdings eine zeitliche Beziehung zwischen diesen Verhaltensweisen der beiden Partner bestand. Das ♀ konnte also vor oder nach dem Markieren des ♂ rollen. Es war auch nicht festzustellen, daß die Tiere den Partner bei seinem Verhalten beobachteten. Weitere Beobachtungen an Irbissen müssen klären helfen, ob es sich bei dieser Kombination von Verhaltenselementen beider Partner um einen Zufall handelt.

Paarungshäufigkeit

Die Häufigkeit der Deckakte, die mit Hilfe der Tonbandüberwachung bestimmt wurde, ist in Abb. 2 dargestellt. Nach den Tagesrapporten der Wärter des Zürcher Zoos fanden Kopulationen zwischen ♂ Walo und ♀ Andra (Abb. 2a) zwischen dem 2. 2. und 4. 2. 1979 und zusätzlich noch am 7. 2. 1979 statt. Der Östrus des zweiten ♀ Arga setzte eine Woche später ein, am 9. 2. 1979. In ihren Tagesrapporten notierten die Wärter die letzten Deckakte am 11. 2. 1979. Die Tonbandkontrolle zeigt jedoch (Abb. 2b), daß Kopulationen noch in der Nacht vom 12. auf den 13. 2. 1979 stattfanden. Die Tonbandüberwachung und die Wärterrapporte deuten darauf hin, daß die Kopulationshäufigkeit zu Beginn des Östrus höher als gegen sein Ende war, denn während der ersten Östrustage konnten Begattungen auch tagsüber während der Öffnungszeiten des Zoos (8.00–17.00 h) beobachtet werden; dagegen ko-

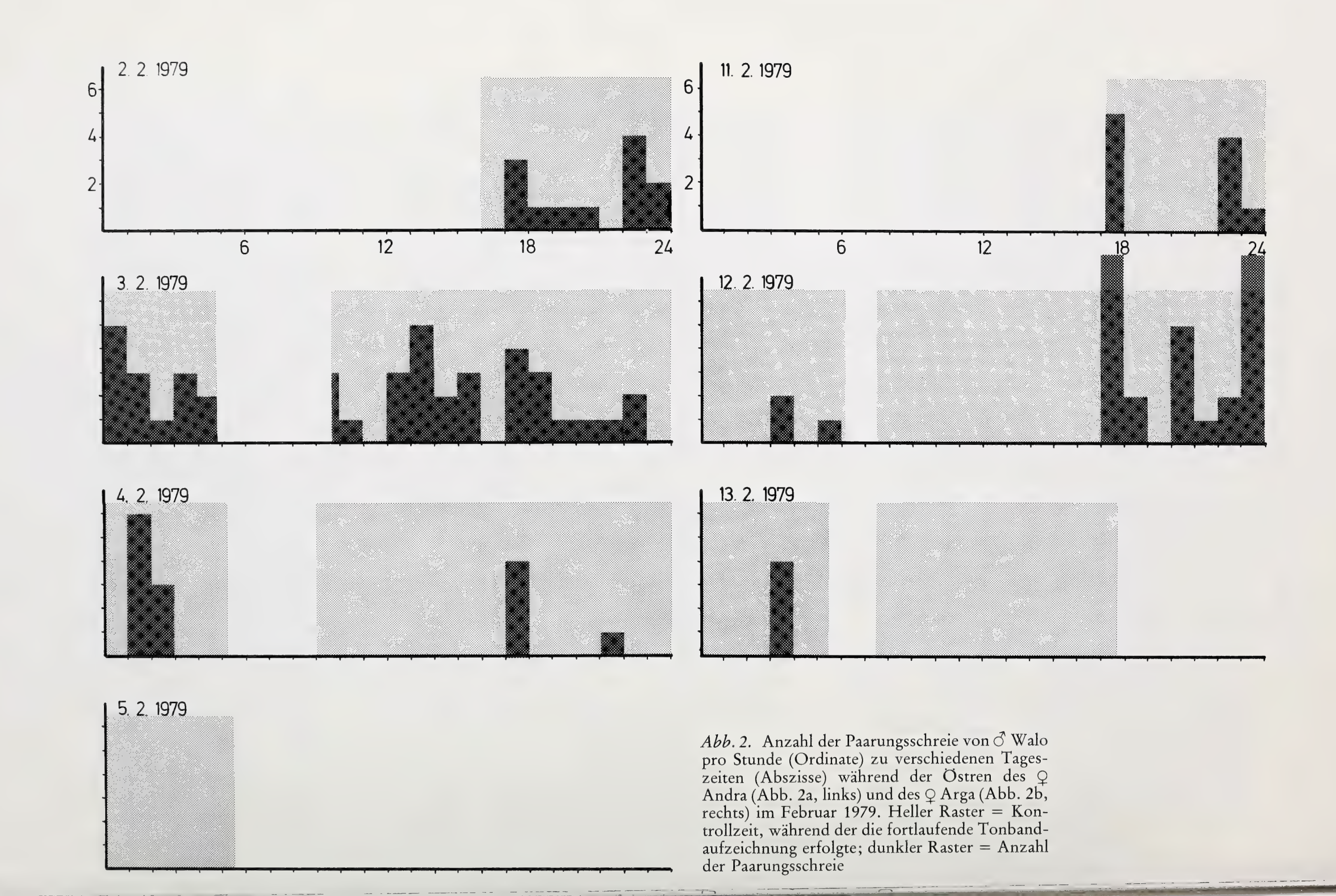


Abb. 2. Anzahl der Paarungsschreie von ♂ Walo pro Stunde (Ordinate) zu verschiedenen Tageszeiten (Abszisse) während der Östren des ♀ Andra (Abb. 2a, links) und des ♀ Arga (Abb. 2b, rechts) im Februar 1979. Heller Raster = Kontrollzeit, während der die fortlaufende Tonbandaufzeichnung erfolgte; dunkler Raster = Anzahl der Paarungsschreie

pulierten beide ♀♀ am letzten Tag ihres Östrus nur noch außerhalb der Zoo-Öffnungszeiten.

Abbildung 2 macht deutlich, daß es bei kürzeren Beobachtungszeiträumen zu recht erheblichen Fehlern führen kann, die Kopulationsfrequenz als Anzahl der Deckakte dividiert durch die Beobachtungszeit (Tab. 2) zu berechnen. Die gesamte in Abb. 2 erfaßte Beobachtungsdauer beträgt 5862 min (97,7 h); während dieser Zeit erfolgten 114 Deckakte. Demnach fanden im Mittel pro Stunde 1,17 Begattungen statt. Doch folgten sich die Deckakte keineswegs in einem mittleren Abstand von 51,4 min. Um die Abfolge der Deckakte genauer darzustellen, ist in Abb. 3 der zeitliche Abstand zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Kopulationen erfaßt. Insbesondere am Paarungsverhalten des ♀ Arga (Abb. 3b) wird deutlich, daß Phasen hoher Kopulationsaktivität mit solchen abwechseln, in denen sie gering ist oder ganz fehlt. Während der Phasen hoher Kopulationsaktivität können bis zu 10 Deckakte im Abstand von wenigen Minuten aufeinander folgen. Die Pausen zwischen derartigen Phasen sind von unterschiedlicher Dauer.

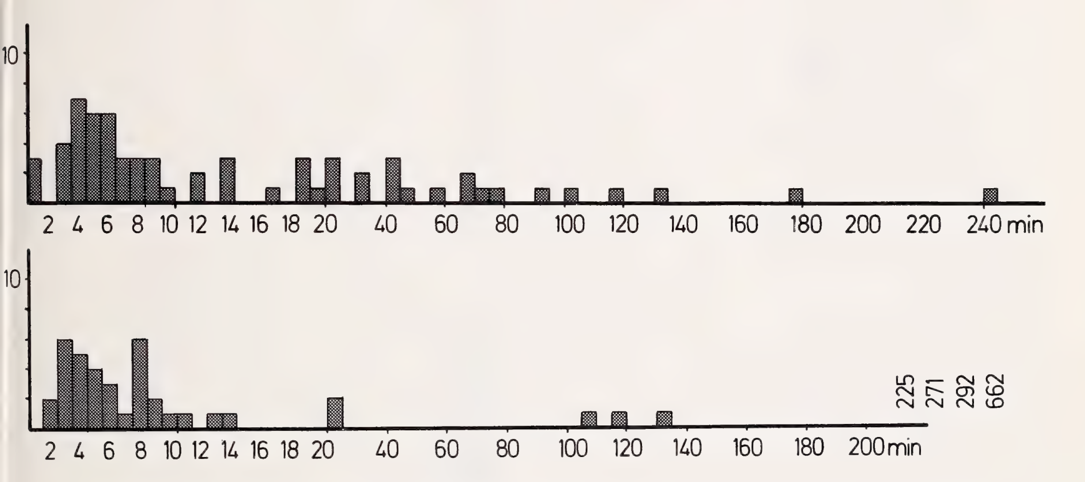


Abb. 3. Anzahl (Ordinate) und Dauer (Abszisse; in min) der Pausen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Kopulationen während der Östren des ♀ Andra (Abb. 3a, oben) und des ♀ Arga (Abb. 3b, unten) im Februar 1979

Lautäußerungen im Verlauf der Paarung

Neben der Lautäußerung des ♂, die wir als charakteristisch für den Kopulationsverlauf beim Irbis bezeichneten, treten in diesem Verhaltenszusammenhang regelmäßig noch andere Lautformen auf, die allerdings nicht auf ihn beschränkt sind. Einige wesentliche Strukturmerkmale dieser Laute sind in Tab. 3 zusammengestellt.

Prusten

Das Prusten ist ein weich schnaubend klingender Laut geringer Lautstärke, der sich aus mehreren kurzen, geräuschhaften Einzellautstößen zusammensetzt. Außer beim Irbis kommt das Prusten beim Nebelparder (*Neofelis nebulosa*), Tiger (*Panthera tigris*) und Jaguar (*Panthera onca*) vor, andere Arten der Feliden bilden diesen Laut nicht aus. Das Prusten kann in verschiedenen Verhaltenszusammenhängen auftreten und hat allgemein beschwichtigende und beruhigende Funktion. Im Zusammenhang mit dem Paarungsverhalten kann es während aller drei von uns genannten Phasen vorkommen.

Tabelle 3

Struktureigenschaften der Lautformen im Paarungsverhalten des Irbis (Uncia uncia)

	Prusten	‚Knurren'	Paarungsschrei
Lauterzeugung	k und n	k	k
Atemphase	ex	ex (und in)	ex
Lautstärke	g	g–m	m–h
Lautstärkenschwankungen	+	+	+
rhythm. Lautstärkenschwankungen	+	+	–
Anzahl der Einzelpulse	k: 4–8 n: 4–8	sehr viele	–
Anzahl der Einzelpulse pro s	k: 9.5–12 n: 10.5–13	40–70	–
Dauer der Einzelpulse [s]	k: 0.035 n: 0.037	0.01	–
Pausendauer zwischen Einzelpulsen [s]	k: 0.045 n: 0.035–0.07	0.01–0.02 /	–
Lautdauer [s]	0.4–0.7	mehrere	6.2–30.8
Frequenzbereich [kHz]	0.1–7	0.1–7	0.2–7
Hauptfrequenzanteile [kHz]	<5	<2	<3
Frequenzanteile max. Intensität [kHz]	0.2–0.4	<0.6	<1
Änderung d. Frequenzzusammensetzung i. d. Zeit	+	+	+
interne Tonhöhenänderungen	–	+	+
Frequenzverteilung	sp	sp	kl
Hauptformanten	–	–	1, 2, 3
Kopplung mit anderen Lautformen	+	+	–
Überlagerung mit Lautformen	–	+	–

Zeichenerklärung: ex = exspirativ; g = gering; h = hoch; in = inspirativ; k = kehlig; kl = klangartig; m = mittel; n = nasal; sp = spektral; + = Merkmal ausgebildet; – = Merkmal nicht ausgebildet bzw. nicht anwendbar

Das von uns im Zürcher Zoo beobachtete ♂ Walo prustete außerhalb der Paarungszeit überhaupt nur sehr selten, während des Östrus beider ♀♀ aber recht häufig vor und nach den Deckakten. Erwähnt sei auch, daß Walo die mit dem Prusten gekoppelte Aufwerfbewegung des Kopfes während der Paarungszeit viel betonter als sonst auf den Partner richtete. Die gleiche Bewegung beim Prusten ist vom Tiger und Nebelparder bekannt (Peters 1978). Wahrscheinlich stellt dieses kurze Aufwerfen des Kopfes ein zusätzliches visuelles Signal dar, das die gleiche oder eine der Lautäußerung sehr ähnliche Funktion hat.

Im Lautspektrogramm ist deutlich, daß das Prusten sich aus zwei Sequenzen von Einzellautstößen, einer im basalen und einer im höheren Frequenzbereich, zusammensetzt (Abb. 6–9). Dieser Aufbau ist auch für die Prustlaute von Nebelparder, Tiger und Jaguar charakte-

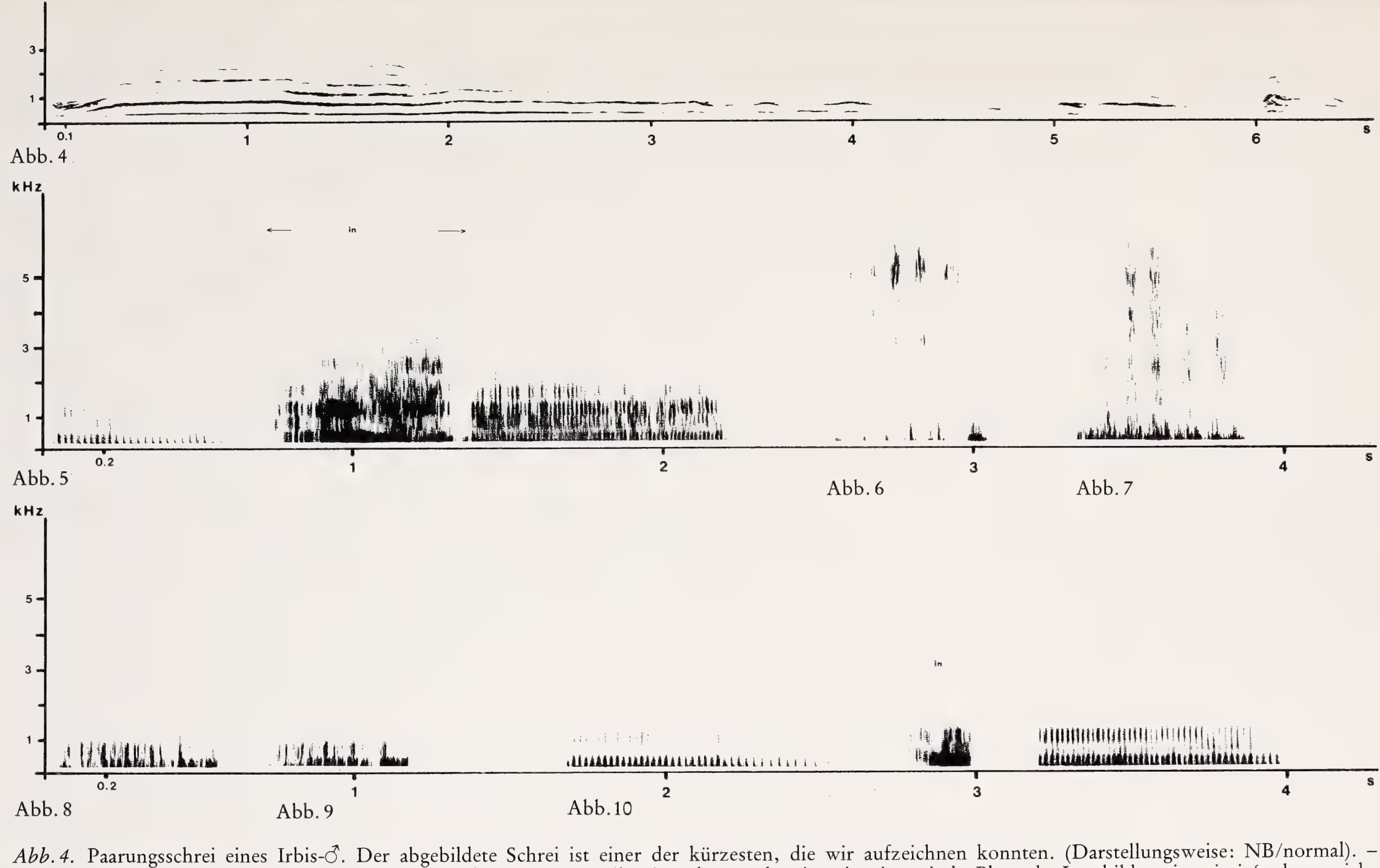


Abb. 4. Paarungsschrei eines Irbis-♂. Der abgebildete Schrei ist einer der kürzesten, die wir aufzeichnen konnten. (Darstellungsweise: NB/normal). – *Abb. 5.* Mischlautform eines Irbis-♀ mit überwiegendem Knurr-Anteil. Die anders strukturierte inspiratorische Phase der Lautbildung ist mit ‚in' gekennzeichnet. (WB/normal). – *Abb. 6–9.* Prusten verschiedener Irbis-Individuen (♂♂ und ♀♀). Die in Abb. 8 und 9 fehlenden Frequenzanteile oberhalb 1 kHz sind im Original-Lautspektrogramm gut sichtbar, gehen aber bei der mehrfachen Reproduktion für die Abbildungsunterlagen verloren. (WB/normal). – *Abb. 10.* Mischlautform eines Irbis-♀ mit überwiegendem Knurranteil. Die anders aufgebaute inspiratorische Phase der Lauterzeugung ist mit ‚in' gekennzeichnet. (WB/normal). – Für alle Lautspektrogramme gilt, daß Feinheiten der Struktur, die im Original deutlich zu sehen sind, in einer derartigen Abbildung oft kaum noch festzustellen sind.

ristisch, die beiden letztgenannten Arten weisen allerdings häufig typische Abweichungen davon auf (PETERS 1978). Die beiden Pulssequenzen sind zeitlich geringfügig gegeneinander versetzt, ein höherfrequent zusammengesetzter Einzellautstoß folgt einem basalen immer etwas nach. Während die oberen Pulse deutlich voneinander abgesetzt sind und die Pausen zwischen ihnen zum Lautende hin auch noch länger werden können, sind die basalen Pulse nicht so deutlich ausgebildet und meist in mehrere Einzelpulse unterschiedlicher Intensität und Dauer aufgespalten, so daß hier meist Paare oder Gruppen von Einzelpulsen vorhanden sind, die durch Phasen geringer oder gänzlich fehlender Lautbildung voneinander getrennt sind. Die Frequenzverteilung im Prusten ist rein geräuschhaft.

Knurren, Grollen und Fauchen

Die Lautäußerung der Irbis-♀♀ während des Deckaktes ist eine Mischform, die sich mit wechselnden relativen Anteilen aus Grollen, Knurren und Fauchen zusammensetzt. Auch anhand des Lautspektrogramms ist die strukturelle Identifizierung der einzelnen Komponenten aufgrund ihres rein geräuschhaften Aufbaus oft kaum gesichert möglich.

RESCHKE (1960) trennt Grollen und Knurren aufgrund ihres unterschiedlich deutlich ausgebildeten staccato-Charakters: Während das Grollen nach ihrer Auffassung starke rhythmische Amplitudenmodulationen aufweist, ist dieses Merkmal im Knurren nur schwach ausgebildet. Wir möchten die Trennung zwischen diesen beiden Lautformen anhand anderer Eigenschaften vornehmen. Das Knurren ist u. E. ein normalerweise über längere Zeit anhaltender Laut geringer bis mittlerer Lautstärke, der in seinem Charakter erheblich variieren kann. Neben nahezu rein klangartigen Ausbildungen mit gänzlich fehlender oder nur sehr schwacher rhythmischer Amplitudenmodulation bis zu rein geräuschhaften Formen mit voll ausgeprägter derartiger Amplitudenmodulation sind alle Übergangsformen wechselnden Aufbaus möglich. Das Knurren wird vorwiegend während der Ausatmung erzeugt, phasenweise kann aber auch während der Inspiration Lautbildung erfolgen; das Maul bleibt dabei weitgehend geschlossen. Das Grollen wird dagegen mit geöffnetem Maul während der exspirativen Atemphase ausgebildet und ist von mittlerer bis hoher Lautstärke. Es ist ein stoßweise einzeln oder in Serien hervorgebrachter Laut sehr variablen Charakters und weist kaum regelmäßige Amplitudenmodulationen auf. Auch beim Grollen kann bisweilen während der Einatmung zwischen den exspirativen Stoßlauten Lautbildung erfolgen.

Irbis-♀♀ beginnen oft schon mit dem Knurren (Abb. 5, 10) (diese Bezeichnung wird anschließend für die überwiegend ausgebildete Mischform benutzt, weil diese Lautform über den Großteil ihrer Dauer ihren Charakter bestimmt), wenn sie die Begattungsstellung einnehmen, noch bevor das ♂ sie übertritt und aufreitet. Allerdings ist nicht jeder Deckakt über seine gesamte Dauer von dieser Lautäußerung begleitet. Allgemein steigert sich ihre Intensität im Verlauf der Kopulation, sie kann gegen ihr Ende fast einen röhrenden Klang annehmen. In Abständen ist sie durch kurze Einatmungsphasen unterbrochen, in denen teilweise auch Lautbildung erfolgt. Vor allem bei hoher Intensität erzeugen die ♀♀ dann einen nahezu pfeifenden Inhalationston.

Die gleichen Lautäußerungen begleiten auch unvollständige Deckakte, die das ♀ vorzeitig beendet, indem es sich gegen das ♂ herumwirft und nach ihm schlägt, woraufhin das ♂ von ihm abläßt. Die Laute der ♀♀ während der Kopulation gehören zum Repertoire agonistischer Verhaltensweisen des Irbis und sind in diesem Zusammenhang kennzeichnend für aggressives Drohverhalten, das Fauchen stellt schon einen Übergang in defensives Drohen dar. Diese Lautäußerungen können auch nach dem Ende des Deckaktes noch andauern; das ♀ äußert sie dann zum abgestiegenen ♂ hin gewandt.

Im Lautspektrogramm sind aus- und einatmende Phasen der Lauterzeugung strukturell deutlich zu trennen (Abb. 5, 10), häufig holen die ♀♀ zwischen den lauthaften exspirativen Phasen aber auch ohne Lautbildung Luft. Die exspirativen Phasen setzen sich aus einzelnen sehr kurzen Lautpulsen zusammen, zwischen denen auch noch unterschiedlich intensive

Lautanteile ausgebildet sind. Die Irbis-♀♀ können das Knurren bzw. seine Mischformen mit anderen Lauttypen in der Ausatmung über mehrere Sekunden hin erzeugen, die einatmenden Phasen sind jeweils kürzer. Bei hoher Intensität der Lauterzeugung, bei der auch in den inspirativen Phasen Lautbildung erfolgt, sind diese durchweg kürzer als 1 s.

Die Frequenzverteilung ist in allen Phasen der Lauterzeugung überwiegend geräuschhaft, läßt aber stellenweise sowohl während der Einatmung als auch während der Ausatmung Ansätze klangartigen Aufbaus erkennen.

Paarungsschrei

Der Paarungsschrei des Irbis ist eindeutig durch den Verhaltenszusammenhang, in dem er auftritt, sowie seine Struktur gekennzeichnet. Es handelt sich um einen sehr lang gedehnten, hellen und klangartigen Schrei, der mehrfach in seiner Intensität und Klanghöhe an- und wieder abschwillt; zum Ende klingt er in einigen kürzeren, mauzartigen Rufen geringerer Lautstärke aus. Die Lautäußerung ist nicht ganz kontinuierlich, sondern zeigt einige kurze Unterbrechungen auch schon im lang gedehnten Anfangsteil (Abb. 4).

Von ♂♂ konnten wir diese Lautform bisher nur zum Abschluß vollendeter Deckakte beobachten. ♀♀ äußerten diesen Laut vereinzelt, wenn sie gegenüber einem anderen ♀ männliches Paarungsverhalten mit Aufreiten, Beckenstößen und Paarungsbiß zeigten; zum Ende einer solchen Sequenz erfolgte dann der Paarungsschrei. Bisweilen zeigten die ♀♀ auch nur einzelne Elemente dieses Verhaltens. Obgleich auch bei ♀♀ anderer Felidenarten männliches Paarungsverhalten beobachtet wurde (Prescott 1970; Eaton und Velander 1977; Leyhausen 1979), ist bisher noch von keiner Art bekannt, daß ♀♀ auch den spezifischen männlichen Paarungslaut äußern, wenn eine derartige Lautform bei der betreffenden Art überhaupt vorkommt. Wie diese Lautäußerung beim Irbis-♀ zustandekommt, ist nicht klar.

Die lautspektrographische Auswertung des Paarungsschreis ist beeinträchtigt, weil sowohl ♂ als auch ♀ meistens gleichzeitig Laute äußern, die sich in ihrer Frequenzzusammensetzung überlappen. Die genaue strukturelle Kennzeichnung des Paarungsschreis von ♀♀ war uns bisher nicht möglich, da wir hiervon keine Tonbandaufnahmen besitzen.

Das Spektrogramm des männlichen Paarungsschreis (Abb. 4) zeigt einen weitgehend klanghaft aufgebauten Laut, in dem nur stellenweise Ansätze einer eher geräuschhaften Frequenzverteilung zu erkennen sind. Der Paarungsschrei wird exspirativ erzeugt; in den kurzen Unterbrechungen der Lauterzeugung erfolgt vermutlich vereinzelt Einatmung, bei der normalerweise keine Lautbildung stattfindet. Angesichts der langen Dauer des Paarungsschreis und seiner großen Lautstärke ist es unwahrscheinlich, daß sehr lange Schreie während einer einzigen Exspirationsphase ausgestoßen werden. Paarungslaute kürzer als 15 s können vielleicht innerhalb einer Ausatmungsphase gebildet werden, die einzelnen Lautabschnitte stellen dann einzelne Exspirationsstöße dar; bei längeren Ausbildungen dürfte aber ziemlich sicher während einiger der kurzen Pausen der Lauterzeugung Einatmung erfolgen.

Seine größte Intensität erreicht der Paarungsschrei meist innerhalb der ersten Sekunde nach Lautbeginn; nur vereinzelt kommen Ausbildungen mit intensiverem Lautende vor. Allgemein nimmt die Intensität dieser Lautform nach mehrfachem An- und wieder Abschwellen zum Lautende hin ab. Diese Amplitudenmodulation ist von einer Frequenzmodulation begleitet, die als Veränderung der Tonhöhe im Verlauf des Paarungsschreis auch zu hören ist.

Diskussion

Wir möchten vorab noch einmal darauf hinweisen, daß diese Untersuchung auf den Beobachtungen an nur einem Irbis-♂ und zwei -♀♀ beruht. Weitere Untersuchungen an anderen Individuen mögen zu abweichenden Resultaten führen. Die Wahrscheinlichkeit ist aller-

dings gering, da die mehrjährigen Verhaltensbeobachtungen an den Irbissen des Zürcher Zoos mit den bisher publizierten Angaben zum Verhalten dieser Art in Einklang sind.

Während des Östrus von Irbis-♀♀, der zwischen 2 und 12 d dauern kann, sind die Deckakte nicht regelmäßig über die gesamte Paarungsperiode verteilt. 1. Irbisse kopulieren häufiger zu Beginn des Östrus als während der letzten Tage der Rolligkeit, 2. Begattungen finden häufiger nachts als tagsüber statt, und 3. Kopulationen treten blockweise auf, mehrere Deckakte folgen kurz nacheinander, dann folgt wieder eine längere Pause ohne oder mit nur geringer Begattungsaktivität.

Für andere Feldidenarten gelten ähnliche Zusammenhänge. So paaren sich Tiger nach Sankhala (1978) am häufigsten am 3. Tag der Rolligkeit, kopulieren allerdings tagsüber häufiger als nachts (Kleiman 1974; Sankhala 1978). Die blockartige zeitliche Verteilung der Kopulationen mit längeren Zwischenphasen ohne Deckaktivität ist ebenfalls von anderen Arten bekannt (Sankhala 1967; Schaller 1972; Kleiman 1974; Eaton 1977; Eaton und Velander 1977; Koivisto et al. 1977).

Die beobachtete zeitliche Verteilung der Kopulationen wird zusätzlich mit einiger Sicherheit auch durch die Vertrautheit der Tiere gegenüber Menschen und die Bedingungen ihrer Haltung beeinflußt. So paaren sich Irbisse, die zusammen mit anderen Feliden in Raubtierhäusern gehalten werden, überwiegend nachts.

Von den bisher in dieser Hinsicht näher untersuchten Arten weist das Lautrepertoire des Irbis während der Paarung die größte Ähnlichkeit mit dem des Tigers auf (Peters 1978). So besitzen auch Tiger-♂♂ einen lauten, langgedehnten klanghaften Paarungsschrei, der nach unseren Beobachtungen bei den drei übrigen Arten der Gattung *Panthera* in dieser Form nicht vorkommt. ♂♂ von Jaguar, Leopard und Löwe äußern gegen Ende der Kopulation einige abgehackt und gurgelnd klingende Mauzlaute mittlerer Lautstärke (Peters 1978).

Der Paarungsschrei der Irbis-♂♂, wie auch der der anderen Felidenarten, die eine solche Lautform besitzen, ist wohl als Orgasmuslaut aufzufassen. Die Lautäußerung setzt wahrscheinlich im Moment der Ejakulation ein. Ob der Samenerguß sich allerdings über die gesamte Dauer des Paarungsschreis hinzieht, ist nicht geklärt. Fraglich bleibt in diesem Zusammenhang, wodurch der Paarungsschrei bei Irbis-♀♀ ausgelöst wird, zumal ein entsprechendes Verhalten bisher von keiner anderen Felidenart bekannt ist. Die taktile Reizung der Vulva dürfte bei ♀♀, die Aufreiten und Beckenstöße als Elemente männlichen Kopulationsverhaltens gegenüber anderen ♀♀ zeigen, kaum stärker sein als bei der Immissio penis, so daß sie als auslösender Reiz für den Paarungsschrei bei ♀♀ wohl nicht in Frage kommt.

Strukturell leitet sich der Paarungsschrei mit großer Wahrscheinlichkeit vom Lautkontinuum Mauzen/Hauptruf (Peters 1978) ab, innerhalb dessen er aber eindeutig durch seinen Aufbau abzugrenzen ist. Ob dieser Lautform der Irbis-♂♂ eine Funktion im Rahmen der intraspezifischen Verständigung zukommt, ist nicht zu entscheiden.

Eaton (1978) sieht einen Zusammenhang zwischen der Kopulationshäufigkeit einer Felidenart und ihrer sozialen Organisation und ökologischen Stellung (Biologische Rangordnung, Hediger 1940) und diskutiert diese Vorstellungen für die Feliden auf dem Hintergrund einiger evolutionsbiologischer Hypothesen. Er ist der Auffassung, daß seine Hypothesen durch die Häufigkeit der Deckakte und einige andere Aspekte des Paarungsverhaltens mehrerer von ihm angeführter Arten bestätigt werden. Doch Eaton (1978) und die von ihm zitierten Autoren haben aus relativ kurzen Beobachtungsphasen auf die Häufigkeit der Kopulationen während der gesamten Paarungsperiode extrapoliert. Die hier für den Irbis geschilderte Periodizität dürfte jedoch mit einiger Sicherheit auch für andere Felidenarten gelten. Somit kann die von Eaton und anderen Autoren angewandte Methode zu weit von den wahren Verhältnissen abweichenden Ergebnissen führen. Bevor nicht die genaue zeitliche Verteilung der Deckakte bei den einzelnen Arten untersucht ist, kann der Parameter ‚Kopulationsfrequenz' daher nicht zur Prüfung derartiger Hypothesen herangezogen werden.

Vorerst erscheinen die Interpretationen von Kleiman und Eisenberg (1973) und Kleiman (1974) plausibel, wonach die relativ hohen Begattungsfrequenzen der Feliden eine Vor-

aussetzung zur Induktion der Ovulation sind. Spezielle stammesgeschichtliche Anpassungen in der Dauer der Paarungsperiode und auch weiteren Merkmalen des Paarungsverhaltens kommen bei verschiedenen Arten vor und müssen sicher auch im Zusammenhang mit der sozialen Organisation und der ökologischen Stellung der jeweiligen Art gesehen werden. Ein Beispiel dafür ist die Schwarzfußkatze *(Felis nigripes)* der Wüsten- und Halbwüstengebiete des südlichen Afrika (Leyhausen und Tonkin 1966; Schürer 1978a, b).

Danksagung

Im Zoologischen Garten Zürich unterstützten uns der Direktor, Herr Dr. P. Weilenmann, sowie die Herren Dr. C. R. Schmidt und P. Eisenring. Herr Professor Dr. P. Leyhausen gab uns hilfreiche Anregungen, und Frau B. A. Tonkin half bei der Abfassung der englischen Textteile. Ihnen allen danken wir herzlich.

Zusammenfassung

Das Paarungsverhalten von 1,2 Irbissen *(Uncia uncia)* im Zoologischen Garten Zürich wurde untersucht, und die Ergebnisse werden mit Angaben in der Literatur verglichen. Die zeitliche Verteilung der Deckakte wurde durch eine kontinuierliche Tonbandaufzeichnung ermittelt, wenn direkte Beobachtung nicht möglich war. Dieses Verfahren wurde angewandt, weil Irbis-♂♂ am Ende jeder Kopulation einen für diesen Verhaltenszusammenhang typischen Laut großer Lautstärke äußern.

Deckakte sind zu Beginn der Rolligkeit der ♀♀ häufiger als gegen ihr Ende, und die Tiere paaren sich häufiger nachts als am Tage. Letzteres ist aber wahrscheinlich mitbedingt durch die Umstände der Zoohaltung und die Scheu der Tiere. Paarungen sind nicht gleichmäßig über die Zeit verteilt; vielmehr wechseln Phasen mit mehreren Deckakten in schneller Abfolge mit solchen nur geringer oder gänzlich fehlender Paarungsaktivität.

Neben dem charakteristischen Paarungsschrei der Irbis-♂♂, der wahrscheinlich ein Orgasmuslaut ist, kommen während der Paarung noch weitere Lautäußerungen vor, die jedoch nicht auf diesen Verhaltenszusammenhang beschränkt sind. Beide Partner können das Prusten äußern, und ♀♀ bilden regelmäßig eine Lautform aus, die in wechselnder Überlagerung aus Grollen, Knurren und Fauchen gebildet ist. Während das Prusten ein Beschwichtigungslaut ist, haben die Lautäußerungen der ♀♀ eindeutig agonistischen Charakter.

Vereinzelt wurde der Paarungsschrei auch bei ♀♀ beobachtet, wenn diese gegenüber anderen weiblichen Tieren männliches Paarungsverhalten mit Aufreiten, Beckenstößen und Nackenbiß zeigten.

Da eine ähnliche zeitliche Verteilung der Deckakte wie beim Irbis auch bei anderen Feliden gegeben ist, unterliegen Angaben zur Paarungshäufigkeit verschiedener Arten dieser Familie, die auf im Vergleich mit der gesamten Paarungsperiode relativ kurzen Beobachtungsphasen beruhen, einiger Ungenauigkeit.

Literatur

Antonius, O. (1939): Über Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren. Z. Tierpsychol. **3**, 263–278.

— (1943): Nachtrag zu ‚Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren'. Z. Tierpsychol. **5**, 38–42.

Eaton, R. L. (1974): The biology and social behavior of reproduction in the lion. In: The World's Cats. Vol. 2. Ed. by R. L. Eaton. Seattle: Unimark Publ. Comp., 3–58.

— (1977): Reproductive biology of the leopard. Zool. Garten **47**, 329–351.

— (1978): Why some felids copulate so much: a model for the evolution of copulation frequency. Carnivore **1**, 42–51.

Eaton, R. L.; Velander, K. A. (1977): Reproduction in the puma: biology, behavior and ontogeny. In: The World's Cats. Vol. 3 (3). Ed. by R. L. Eaton. Seattle: Carnivore Research Institute, 45–70.

Eloff, F. C. (1973): Ecology and behavior of the Kalahari lion. In: The World's Cats. Vol. 1. Ed. by R. L. Eaton. Winston: World Wildlife Safari, 90–126.

Freeman, H. E. (1975): A preliminary study of the behaviour of captive snow leopards, *Panthera uncia*. Int. Zoo Yb. **15**, 217–222.

Frueh, R. J. (1968): A note on breeding snow leopards *(Panthera uncia)* at St. Louis Zoo. Int. Zoo Yb. **8**, 74–76.

Hediger, H. (1940): Zum Begriff der biologischen Rangordnung. Rev. Suisse Zool. **47**, 135–143.

— (1965): Environmental factors influencing reproduction of zoo animals. In: Sex and Behavior. Ed. by F. A. Beach. New York: J. Wiley and Sons, 319–354.

Kleiman, D. G. (1974): The estrous cycle in the tiger. In: The World's Cats. Vol. 2. Ed. by R. L. Eaton. Seattle: Unimark Publ. Comp., 60–76.

Kleiman, D. G.; Eisenberg, J. F. (1973): Comparison of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. Anim. Behav. **21**, 637–659.

Koivisto, I.; Wahlberg, C.; Muroonen, P. (1977): Breeding the snow leopard, *Panthera uncia*, at Helsinki Zoo 1967–1976. Int. Zoo Yb. **17**, 39–44.
Kühme, W. (1966): Beobachtungen zur Soziologie des Löwen in der Serengeti-Steppe Ostafrikas. Z. Säugetierkunde **31**, 205–213.
Lanier, D. L.; Dewsbury, D. A. (1976): A quantitative study of copulatory behaviour of large Felidae. Behav. Processes **1**, 327–333.
Leyhausen, P. (1979): Katzen, eine Verhaltenskunde. 5. Aufl. Berlin und Hamburg: Paul Parey.
Leyhausen, P.; Tonkin, B. (1966): Breeding the blackfooted cat in captivity. Int. Zoo Yb. **6**, 178–182.
Peters, G. (1978): Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden (Mammalia, Felidae). Spixiana, Suppl. **1**, 1–206.
Prescott, R. G. W. (1970): Mounting behaviour in the female cat. Nature **228**, 1106–1107.
Reschke, B. (1960): Untersuchungen zur Lautgebung der Feliden. Zool. Inst. d. Humboldt-Univ. Berlin, Dipl. Arbeit (unveröffentl.).
Rudnai, J. A. (1973): The Social Life of the Lion. Baltimore: Univ. Park Press.
Sankhala, K. S. (1967): Breeding behaviour of the tiger, *Panthera tigris*, in Rajasthan. Int. Zoo Yb. **7**, 133–147.
— (1978): Tiger. London: W. Collins Sons.
Schaller, G. B. (1972): The Serengeti Lion. Chicago: Univ. of Chicago Press.
— (1977): Mountain Monarchs. Chicago: Univ. of Chicago Press.
Schürer, U. (1978a): Breeding black-footed cats in captivity. Carnivore **1**, 109–111.
— (1978b): Haltung und Zucht von Schwarzfußkatzen, *Felis nigripes* Burchell, 1822. Zool. Garten **48**, 385–400.
Weilenmann, P. (1978): First experiences in keeping snow leopards in the Zurich Zoo. In: International Pedigree Book of Snow Leopards, *Panthera uncia*. Vol. 1. Ed. by L. Blomqvist. Helsinki Zoo, 35–43.
Witt, K. F. (1978): Activity cycles and reproductive behavior in the snow leopard *(Uncia uncia)*. In: Applied Behavioral Research at the Woodland Park Zoological Gardens 1977. Ed. by C. Crocett and M. Hutchins. Seattle: Pika Press, 289–310.

Anschriften der Verfasser: Dr. Ingo Rieger, Zoologischer Garten Zürich, Zürichbergstr. 221, CH–8044 Zürich; Dr. Gustav Peters, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1

Contact between formerly allopatric subspecies of Grant's gazelle (Gazella granti Brooke, 1872) owing to vegetation changes in Tsavo National Park, Kenya

By W. Leuthold

Receipt of Ms. 2. 4. 1980

Abstract

Studied was range expansion of *Gazella granti petersi* Günther, 1884, in Tsavo East National Park, Kenya, induced by extensive transformation of original *Acacia-Commiphora* woodlands into grass-dominated vegetation types. This, and probably a concurrent range expansion of *G. g. serengetae* Heller, 1913, in Tsavo West National Park resulted in occasional contacts between individuals of the two morphologically distinct subspecies of Grant's gazelle, which were formerly separated by a broad belt of unsuitable habitat.

Introduction

Because of considerable variations in coat colour and horn shape Grant's gazelle (*Gazella granti* Brooke, 1872) has been subdivided into at least nine subspecies (Gentry 1971). However, few of these are clearly recognizable in the field, and their ranges are but poorly known

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4601-0048 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 48–55

ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

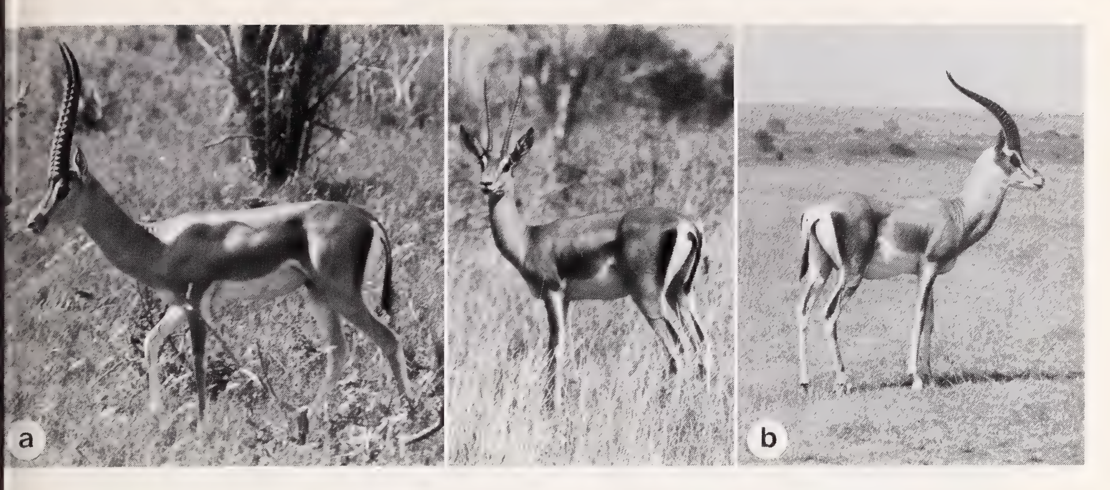


Fig. 1. a: *Gazella granti petersi. Left:* ♂, *right:* ♀. Note nearly straight horns of ♂ (not fully adult) and dark band dividing the white rump patch. b: *G. g. granti,* adult ♂, Nairobi National Park. Note stronger curve of horns, undivided rump patch and white upperside of tail

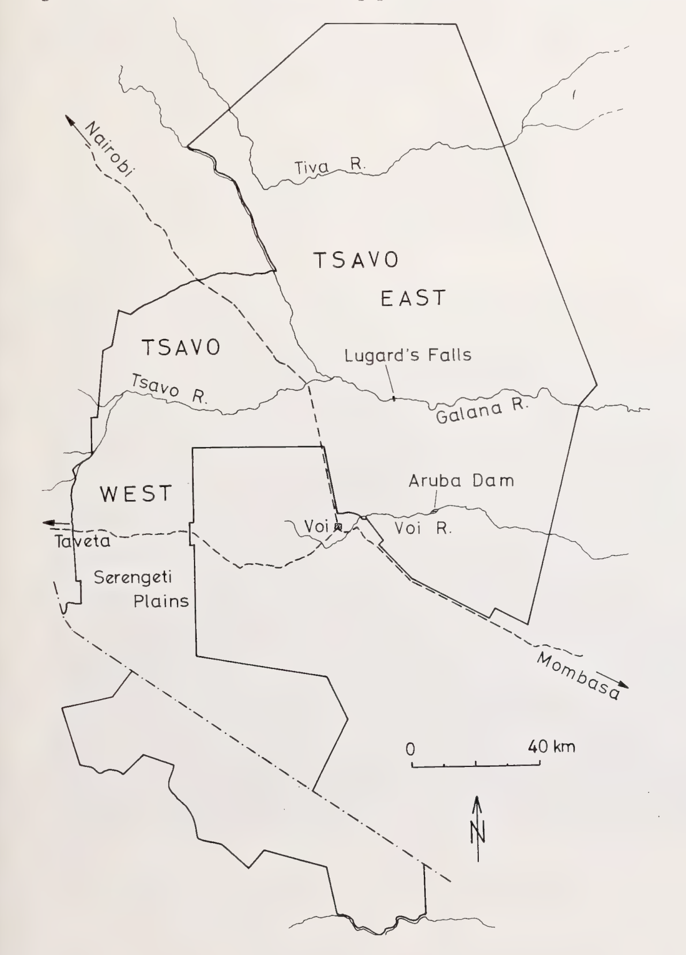


Fig. 2. Map of Tsavo National Park, showing names of localities mentioned in the text

—— = park boundary
–·–·– = Kenya/Tanzania border
– – – = roads and railway lines

(Dorst and Dandelot 1970; Haltenorth and Diller 1977). Also, individuals differ considerably within local populations (Walther 1972), which raises doubts about the validity of at least some of the subspecies (= ssp.) described. Possibly the most distinct ssp. is Peters' gazelle (*G. g. petersi* Günther, 1884), with relatively short and straight horns of very narrow spread and a well-defined fawn-coloured band extending from the back to the tail (Fig. 1a); in most other ssp. the white rump patch continues uninterrupted above the tail (Fig. 1b). Peters' gazelle inhabits arid areas in eastern Kenya and parts of the adjacent countries and occurs in the eastern section of Tsavo National Park (Fig. 2).

In Tsavo West National Park there is a clearly different ssp. which, according to Gentry (1971), would be *G. g. serengetae* Heller, 1913. It resembles the nominate ssp. (*G. g. granti* Brooke, 1872), with a slight purplish hue, thicker and more strongly curved horns, somewhat larger size and heavier build than *petersi* (Fig. 1b). Its subspecific name does not, as is sometimes assumed, refer to the well-known Serengeti area in Tanzania, but to the Serengeti Plains near Taveta in south-eastern Kenya, which is the type locality (Fig. 2). Lydekker and Blaine (1914), however, also list two specimens of *G. g. granti* as originating from Taveta (skulls only). My use of the name *serengetae* does not imply recognition of its taxonomic validity.

Very probably, *G. g. petersi* and *G. g. serengetae* were entirely allopatric until recently, although the line or area of separation is not clearly known. The formerly dense *Acacia-Commiphora* woodlands of the Tsavo area probably constituted an effective barrier. Their large-scale transformation into fairly open, grass-dominated vegetation types (Fig. 3), under the influence of elephants and fire (e. g. Napier Bax and Sheldrick 1963; Leuthold 1979), enabled the gazelles to move into areas previously not inhabited by them. When Tsavo National Park was established in 1948, "Peters' gazelle . . . [was] . . . confined to the northern area and never seen south of the Galana River" (Sheldrick 1973, p. 112). By the time I began field work in Tsavo East in late 1968, it had become well established north-east of a line from Aruba to Lugard's Falls (Fig. 2), as well as to the south of the Voi River, where the most open habitats existed (see Map 1 in Napier Bax and Sheldrick 1963; Leuthold and Leu-



Fig. 3. Aerial view of park boundary north of Voi (August 1971). *Left: Acacia-Commiphora* woodland which, inside the park *(right)*, has been replaced by fairly open bushed grassland. *Centre:* Railway line to Nairobi.

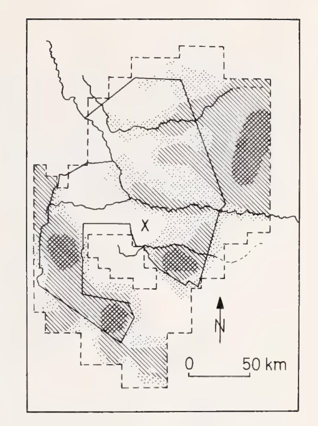


Fig. 4. Density distribution of Grant's gazelle in the Tsavo area in 1973/74 (after COBB 1976). Cross-hatching = high density; simple hatching = medium density, stippling = low density. Broken line = boundary of census area, X = present study area (cf. Fig. 5). Note "corridor" between *G. g. serengetae* (lower left) and *G. g. petersi* (upper right)

THOLD 1976). Gross distribution patterns derived from a series of aerial counts made in 1973/74 (COOB 1976) approximately reflect this situation (Fig. 4), showing, firstly, a clear gap between the ranges of *petersi* and *serengetae* and, secondly, the absence of gazelles in the westernmost part of Tsavo East (area marked X in Fig. 4). Detailed monitoring of the range expansion was possible only through long-term observations on the ground. Between 1969 and 1974 I noted sightings of Peters' gazelle with a view to documenting its presumed advance into the area concerned.

Methods

In late 1968 Peters' gazelle was regularly seen near Aruba (Fig. 2) and 10–15 km westward along the Voi River, and along the Galana River as far west as Lugard's Falls. I therefore concentrated on the area depicted in Figure 5.

Two sets of observations were collected:

a. Records of Peters' gazelle seen in the course of 15 systematic game counts along park roads, five in each year from 1969 to 1971 ("road counts", LEUTHOLD and LEUTHOLD 1975, 1976);

b. Unsystematic records of sightings made while working on other studies in the area concerned.

The data from the road counts are directly comparable from year to year, as the same roads were covered within 2–3 days on each occasion. Data in set (b) are more difficult to interpret, as no systematic pattern was followed, some areas being visited much more frequently than others. This, however, increased the chances of actually seeing gazelles that had moved into a "new" area.

Results

Immigration of G. g. petersi

Figure 5 shows all sightings of Peters' gazelle in the study area from 1969 to 1973, separated as to year and type of observation; Table 1 gives the number of sightings recorded in each year.

Firstly, there appears to be a gradual increase in the number of sightings per year over the first four years.

Secondly, the earliest observations were made either near the Galana River or at Irima (Fig. 2) near the Voi River, whereas locations more central to the study area were apparently reached by gazelles only in 1972/73. A possible exception is the area along the Voi River (see Discussion).

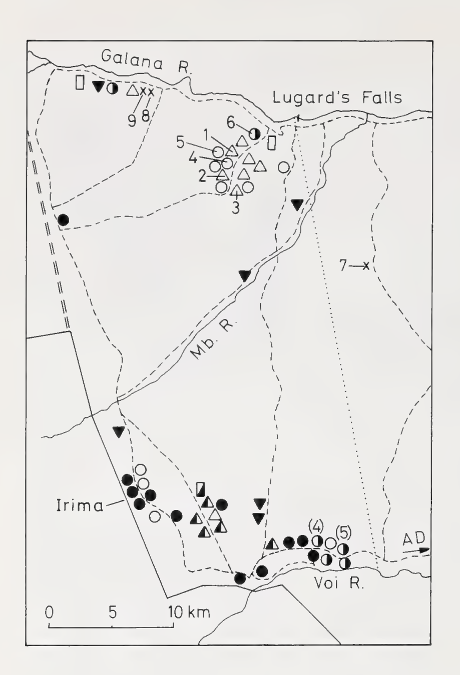


Fig. 5. Map of study area with sightings of Grant's gazelles. Only observations west of the dotted line are indicated (exception: No. 7). Numbered locations refer to *G. g. serengetae* (cf. Table 2). Figures in parentheses indicate multiple sightings in same location. X = records of *G. g. serengetae* outside area (No. 7) or period (Nos. 8 + 9) referred to otherwise. Mb. R. = Mbololo River

□ = 1969, road counts
◪ = 1969, casual observations
△ = 1970, road counts
▲ = 1970, casual obs.
○ = 1971, road counts
◑ = 1971, casual obs.
● = 1972, casual obs. only
▼ = 1973, casual obs. only

Table 1

Sighthings of Peters' gazelle in the westernmost part of Tsavo East National Park

The area depicted in Fig. 5

	1969	1970	1971	1972	1973
road counts	2	9	10	–	–
Unsystematic records	1	5	13	12	6

Sightings of G. g. serengetae in Tsavo East

As far as I know, *G. g. serengetae* had never been recorded inside Tsavo East (cf. Fig. 4) when, on 29 April 1970, my wife and I observed a nearly adult ♂ *serengetae,* together with a ♂ and 2 ♀♀ *petersi,* ca. 6 km SW of Lugard's Falls (No. 1 in Fig. 5). Of particular interest was the fact that the two ♂♂ – of clearly distinct ssp. – engaged in several bouts of light fighting, and the *serengetae* ♂ showed sexual displays (head and tail raised, stiff-legged walk; WALTHER 1965) toward the *petersi* ♀♀.

Eight further sightings of *G. g. serengetae* were made in the study area (Table 2; numbered locations in Fig. 5), all except one concerning single animals. Three records (Nos. 2, 4, 5) could have involved the same ♂ that we saw first, but overall there must have been at least 4–5 different animals. In all cases but one they accompanied a group of Peters' gazelle with which they appeared to be well integrated.

Previously, I had personally seen *serengetae*-type animals only in Tsavo West, ca. 50 km from the first sighting in Tsavo East.

Table 2

Sightings of G. g. serengetae in Tsavo East National Park

Numbers refer to localities indicated in Fig. 5

No.	Date	Sex	Age	Remarks
1	20. 4.70	♂	adult	With 1♂ + 2 ♀♀ PG[1]
2	21. 6.70	♂	adult	as above
3	21. 6.70	?	juvenile	alone, ca 500 m from 4 ♂♂ PG
4	16. 2.71	♂	adult	with 1 ♂ + 3 ♀♀ PG
5	20. 5.71	♂	adult	with 1♂ + 2 ♀♀ PG
6	12. 9.71	?	juvenile	2 animals
7	20.11.72	♂	subadult	with 7 PG
8	3. 6.74	♀	adult	with 10 PG
9	8. 8.74	♀	adult	with 7 PG

[1] PG = Peters' gazelle.

Discussion

Causes of range expansion

Grant's gazelle is a species of fairly to very open habitats and generally avoids well-wooded country (e. g., Lamprey 1963). In the Tsavo area its occurrence correlates negatively with the density of trees and shrubs (Cobb 1976). This supports the assumption, made in the Introduction, that the woodlands which formerly covered much of Tsavo National Park effectively inhibited any large-scale movements out of the presumed original ranges of *G. g. petersi* and *G. g. serengetae.* The drastic reduction in woody cover over the past 25 years (Fig. 3), and the concomitant increase in grass cover, created large tracts of new habitat suitable for Grant's gazelle, particularly in southern Tsavo East. This appears to have led to a considerable expansion of range and, by implication, also of numbers, in *G. g. petersi,* and probably also in *G. g. serengetae.* With respect to the latter, there are virtually no observations documenting the presumed expansion, apart from the sightings of several individuals within Tsavo East.

Routes of movement

The data presented in Table 1 and Figure 5 are consistent with the assumption of a gradual "invasion" of the study area by Peters' gazelle from the east or north-east. We may now ask what routes were followed in these movements. Since detailed observations on the early phases of the range expansion are lacking, this section remains somewhat speculative.

The distribution pattern shown in Figure 4 suggests that the expansion occurred mainly along the larger rivers in Tsavo East (Galana, Voi and Tiva Rivers – Fig. 2). This appears plausible because the vegetation changes began, and have progressed farthest, along these rivers, where elephants tend to concentrate in the dry seasons (see Map 1 of Napier Bax and Sheldrick 1963). Thus, whilst the gazelles are independent of free water and reach their greatest density well away from the rivers mentioned (Fig. 4; Cobb 1976), the pattern of their range expansion may have followed the chronology of the vegetation changes, at least approximately. – In addition to elephants, fire played an important part in modifying the original vegetation. Early on, its influence was most pronounced along the eastern boundary of Tsavo East, south of the Galana River (Napier Bax and Sheldrick 1963). Today, some of the most open habitats of Tsavo East are in that area, which also supports the highest density of Peters' gazelle in the new parts of its range (Fig. 4). On the other hand, the blank areas in Figure 4 largely coincide with the densest woodlands remaining in Tsavo East, except for the present study area (X in Fig. 4).

The relatively dense population of Peters' gazelle south of the Voi River may also have provided the recruitment necessary to "invade" new areas, particularly the north bank of the Voi River and the Irima area (Fig. 5).

The question remains as to why the "invasion" of the present study area, before 1973, was not reflected in the aerial counts of 1973/74, on which Figure 4 is based. Probably, this was simply because there were still too few gazelles in the area to be recorded in sample counts with a sampling fraction of only ca. 2.5% (Cobb 1976).

The situation in Tsavo West is more difficult to interpret, as no observations of a possible range expansion by *G. g. serengetae* are available. However, one can easily imagine that small numbers of gazelles followed approximately the course of the Tsavo River (Fig. 2) to arrive at the locations in Tsavo East where they were observed.

Long-term outlook

It is tempting to speculate about the eventual consequences of the range expansions described above, particularly about future developments in the zone of contact between the two morphologically distinct and formerly allopatric subspecies of Grant's gazelle. There appears to be a unique possibility of criteria of taxonomic classification being tested against the biological species concept. Because of its distinctive characteristics, Peters' gazelle has been classified as a separate species by a few authors. The brief behavioural interactions observed by us (see above) could mean that the two ♂♂ concerned "treated each other" as conspecifics, although other interpretations are possible. It remains to be seen whether animals of the two subspecies actually interbreed (as they can in captivity – L. Dittrich, pers. comm.) and have fertile offspring. In this case, the long-term outcome might be some kind of cline from "pure" *petersi* in the north-east to "pure" *serengetae* in the south-west. If, on the other hand, no interbreeding occurs, or with infertile offspring only, classification as two separate species would be justified.

Zusammenfassung

Kontakt zwischen vormals allopatrischen Unterarten der Grantgazelle (Gazella granti Brooke, 1872) infolge von Vegetationsveränderungen im Tsavo-Nationalpark, Kenia

Im Tsavo-Gebiet in Südost-Kenia kommen die beiden Unterarten *Gazella granti serengetae* Heller, 1913 und *G. g. petersi* Günther, 1884 vor. Die letztere scheint bis etwa 1950 nur nördlich des Galana-Flusses aufgetreten zu sein. Die Umwandlung der ursprünglichen *Acacia-Commiphora*-Trockenwälder in offenere Vegetationstypen durch Elefanten und Feuer hat ihr offenbar eine Ausbreitung nach Südwesten ermöglicht. Etwa gleichzeitig sind einige *serengetae*-Tiere aus dem südlichen Teil des Tsavo-West-Nationalparks nach Nordosten vorgestoßen, so daß es zu gelegentlichen Kontakten zwischen den beiden äußerlich gut unterscheidbaren Unterarten kam. In einem Fall wurde eine kurze Kampfszene zwischen zwei ♂♂ verschiedener Unterarten sowie Werbeverhalten eines *serengetae*-♂ gegenüber zwei *petersi*-♀♀ beobachtet.

References

Cobb, S. (1976): The distribution and abundance of the large herbivore community of Tsavo National Park, Kenya. Oxford: D. Phil. Thesis, University of Oxford.

Dorst, J.; Dandelot, P. (1970): A field guide to the larger mammals of Africa. London: Collins.

Gentry, A. W. (1971): Genus *Gazella*. In: The mammals of Africa – an identification manual. Ed. by J. Meester and H. W. Setzer. Washington: Smithsonian Institution. Part 15.1

Haltenorth, T.; Diller, H. (1977): Säugetiere Afrikas und Madagaskars. München – Bern – Wien: BLV-Verlagsges.

Lamprey, H. (1963): Ecological separation of the large mammal species in the Tarangire Game Reserve, Tanganyika. E. Afr. Wildl. J. **1**, 63–92.

Leuthold, W. (1979): The lesser kudu *Tragelaphus imberbis* (Blyth, 1869). Ecology and behaviour of an African antelope. Säugetierkundl. Mitt. **27**, 1–75.

Leuthold, W.; Leuthold, B. (1975): Patterns of social grouping in ungulates of Tsavo National Park, Kenya. J. Zool. (Lond.) **175**, 405–420.

— (1976): Density and biomass of ungulates in Tsavo East National Park, Kenya. E. Afr. Wildl. J. **14**, 49–58.

LYDEKKER, R.; BLAINE, G. (1914): Catalogue of the ungulate mammals in the British Museum (Natural History). London: Trustees of the British Museum.
NAPIER BAX, P.; SHELDRICK, D. (1963): Some preliminary observations on the food of elephants in the Tsavo Royal National Park (East) of Kenya. E. Afr. Wildl. J. **1,** 40–53.
SHELDRICK, D. (1973): The Tsavo story. London: Collins and Harvill Press.
WALTHER, F. (1965): Verhaltensstudien an der Grantgazelle (*Gazella granti* Brooke, 1872) im Ngorongoro-Krater. Z. Tierpsychol. **22,** 167–208.
— (1972): Social groupings in Grant's gazelle (*Gazella granti* Brooke, 1872) in the Serengeti National Park. Z. Tierpsychol. **31,** 348–403.

Author's address: Priv.-Doz. Dr. WALTER LEUTHOLD, Stolzestr. 19, CH-8006 Zürich

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

Erster Lebendnachweis der Etruskerspitzmaus (Insectivora, Soricidae) auf Kreta

Von R. SPRINGHORN und G. KACHEL

Eingang des Ms. 2.5.1980

Bei VAN DEN BRINK (1972) wird Kreta noch nicht als Bestandteil des Verbreitungsgebietes der Etruskerspitzmaus angegeben. Bereits 1970 konnte indessen SPITZENBERGER aus Gewöllfunden von Kolimvari die Art für Kreta belegen. Umfangreicheres Material aus Schleiereu-



Suncus etruscus bei Paleochora (SW-Kreta). Deutlich abgespreizt der rechte Hinterfuß. (1,6 × nat. Gr.)

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4601-0055 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 55–56

ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

len-Gewöllen dokumentierte Pieper (1976) von zahlreichen kretischen Fundorten. Corbet (1978) bezieht sich lediglich auf den Erstnachweis Spitzenbergers.

Mitte April 1979 konnte nun bei Paleochora (SW-Kreta) zum erstenmal der Lebendnachweis von *Suncus etruscus* (Savi, 1822) erbracht werden. Das Tier (Abb. 1) wurde mittags in ca. 100 m Meereshöhe an einem steilen Geröllhang unmittelbar an der Küste beobachtet. Die Vegetation der Lokalität besteht aus lockerer Macchia (Stechginster, Felsenmispel, Steineiche etc.) mit schütterem Grasbewuchs.

Die Maße des Tieres (aus der Fotografie entnommen) liegen deutlich unterhalb der Variabilitätsspanne der Art (cf. van den Brink 1972). Möglicherweise handelt es sich um ein juveniles Individuum. Die Färbung des Felles – dunkelgraubraun – weicht von der normalen rötlich graubraunen ab. Sehr deutlich treten Ohrmuscheln und Vibrissen hervor.

Eine Bestätigung der artspezifischen Ansprache des Tieres anhand der Fotos verdanken wir den Herren Dr. F. Krapp, Bonn, Prof. Dr. J. Niethammer, Bonn, und Dr. G. Storch, Frankfurt.

Literatur

Brink, F. H. van den (1972): Die Säugetiere Europas. 2. Aufl. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.

Corbet, G. B. (1978): The Mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review. London u. Ithaca: British Mus. (Nat. Hist.), Cornell Univ. Press.

Pieper, H. (1976): Zur Verbreitung einiger Kleinsäuger auf Kreta. Z. Säugetierkunde **41**, 274–277.

Spitzenberger, F. (1970): Erstnachweis der Wimpernspitzmaus (*Suncus etruscus*) für Kreta und Kleinasien und die Verbreitung der Art im südwestasiatischen Raum. Z. Säugetierkunde **35**, 107–113.

Anschriften der Verfasser: Dr. Rainer Springhorn, Lippisches Landesmuseum Detmold, Ameide 4, D-4930 Detmold; Dr. Gunther Kachel, Medizinische Universitätsklinik Erlangen, Krankenhausstraße, D-8520 Erlangen

Sur deux spécimens du genre Kogia (Cetacea, Physeteridae) en Nouvelle-Calédonie

Par D. Robineau et P. Rancurel

Muséum national d'Histoire naturelle, Paris et Office de la Recherche scientifique outre-mer, Nouméa

Reception du Ms. 16.6.1980

En juin ou juillet 1972, un petit Cétacé s'échouait près de Poum, à l'extrémité nord-ouest de la Nouvelle-Calédonie. L'examen des photographies de l'animal montre qu'il s'agit d'une jeune femelle du genre *Kogia*. Le caractère juvénile se déduit (Ross 1979, p. 267) de la forte inclinaison, vers l'avant et vers le bas, du profil supérieur du museau. La proximité des orifices génital et anal indique sans ambiguité le sexe. Quant au genre du spécimen il est évident pour tout observateur connaissant quelque peu les Cétacés. La détermination de l'espèce s'avère par contre beaucoup plus délicate. En effet, la morphologie externe des deux espèces de Kogia, *Kogia breviceps* (Blainville, 1838) et *Kogia simus* (Owen, 1866), offre peu de traits spécifiques. S'agissant d'un jeune animal la longueur totale, quand bien même nous la connaîtrions, serait peu utile à cet égard. *K. breviceps* a un museau plus long que *K. simus* (Ross,

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4601-0056 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 56–58

ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

1979, p. 265) mais les documents en notre possessions ne nous permettent pas de calculer cette distance par rapport à la longueur totale du corps. Le seul caractère utilisable est la hauteur de la nageoire dorsale, relativement beaucoup plus élevée chez *K. simus* (> 5% Lt) que chez *K. breviceps* (< 5% Lt) (Ross 1979, p. 265). Une des photographies dont nous disposons représente l'animal vu de trois-quart avant, face ventrale reposant sur le sol. Sur ce document on peut mesurer la hauteur de la nageoire dorsale et calculer, de manière indirecte, la longueur totale du Cétacé. En effet la nageoire pectorale droite, écartée du corps, se plaçant à peu près dans un plan parallèle au plan neutre de l'observateur, il est possible de la mesurer avec assez de précision. Sachant que la longueur relative de cette nageoire est comprise, chez *Kogia,* entre 11,4 et 17,5% de la longueur totale (Ross 1979), nous pouvons calculer cette dernière ou plutôt la situer entre deux valeurs extrêmes, puis calculer pour celles-ci la hauteur relative de la nageoire dorsale. Cette hauteur se situe entre 5 et 6,8% de la longueur totale. Si nous tenons compte maintenant du fait que la pectorale se trouve dans un plan nettement plus proche de l'observateur que celui de la dorsale, ce qui a pour effet, à cause de la perspective, de diminuer la dimension relative de la seconde par rapport à la première, les valeurs obtenues pour la hauteur relative de la dorsale par rapport à la longueur totale sont donc supérieures à celles que nous avons calculées plus haut. La hauteur de la dorsale est par conséquent très nettement supérieure à 5% de la longueur totale: nous sommes en présence d'un *Kogia simus.*

Quand on sait que cette espèce n'est connue, dans l'Indo-pacifique, que par une dizaine de spécimens en dehors de ceux d'Afrique du Sud, on comprend tout l'intérêt de notre détermination. Les spécimens connus se répartissent comme suit. Afrique du Sud: Ross (1979); Inde, Madras, type de l'espèce: Owen (1866); Ile de Lomblen dans l'archipel Indo-australien, crâne mentionné sous le nom de *K. breviceps* par Weber (1923, p. 21–22), déterminé comme *K. simus* par van Bree et Duguy (1967); Australie du sud, 2 spécimens: Aitken (1971); Guam, 1 spécimen: Kami et Lutjan (1976); Hawaii: Handley (1966); Japon, 2 spécimens: Yamada (1954); Californie, 1 spécimen: Roest (1970); Sultanat d'Oman, 1 spécimen: Callagher et van Bree (1980).

Deux années après l'échouage du *K. simus* de Poum, un autre Kogia s'échouait, en décembre 1974, à Port-Boisé, à l'extrémité sud-est de la Nouvelle-Calédonie.

Aucun renseignement n'est connu sur l'aspect extèrieur de l'animal; par contre nous possédons son calvarium, enregistré dans les Collections du Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle sous le n° 1976–37. Cette pièce appartient à l'espèce *Kogia breviceps,* les caractères suivants l'indiquent sans équivoque: longueur du calvarium: 405 mm (celle de *K. simus* ne dépasse pas 350 mm); septum sagittal (formé à l'apex du crâne par l'affrontement des deux maxillaires et du prémaxillaire droit) assez large (il est très étroit chez *K. simus)*; fosses crâniennes dorsales allongées d'avant en arrière et à paroi postérieure faiblement inclinée (elles sont moins allongées et ont une paroi postérieure abrupte chez *K. simus*).

Dans l'Indo-pacifique *K. breviceps* est connu par un plus grand nombre de spécimens que *K. simus.* Il faut cependant remarquer que certains *K. simus* ont pu être, dans le passé, déterminés comme *K. breviceps.* En effet, jusqu'au travail de Handley (1966), il était communément admis qu'il n'existait qu'une seule espèce du genre *Kogia, K. breviceps.* Cette restriction étant faite, l'espèce *K. breviceps* se répartit de la manière suivante. Afrique du Sud: Ross (1979); Inde, Travancore: Pillay (1926); Vietnam, Nhatrang: Serene (1934); Nouvelle Guinée: Gaskin (1966); Australie, Queensland: Longman (1926); Australie du Sud: Hale (1947, 1959, 1962) [Les deux animaux échoués en juillet 1958 à Largs bay et décrits par Hale (1959) comme des *K. breviceps* sont en fait des *K. simus*; il en est de même pour l'un des exemplaires signalés par Hale en 1962 (Handley 1966 et Aitken 1971)], Aitken (1971); Nouvelle Zélande: Hass (1874), Benham (1902), Oliver (1922), Dell (1960), Gaskin (1968); Hawaii: Edmonson (1948); Japon: van Beneden et Gervais (1880) [Cet animal, dont le squelette figure dans la planche LXI, est bien un *K. breviceps* et non un *K. simus*

comme l'ont suggéré van Bree et Duguy (1967, p. 644)], Yamada (1954); Pacifique est: Hubbs (1951).

L'énumération qui précède permet de se rendre compte que le calvarium de Nouvelle-Calédonie constitue un intéressant jalon pour déterminer l'aire de répartition de l'espèce.

Les auteurs remercient Mme Saccamoir qui a pris les photographies du *K. simus* de Poum et le Professeur Doumenge qui leur a transmis ces documents

Bibliographie

Aitken, P.F. (1971): Whales from the coast of South Australia. Trans. R. Soc. S. Aust. **95**, 95–103.

Benham, W.B. (1902): Notes on *Cogia breviceps,* the lesser sperm whale. Trans. Proc. New Zeal. Inst. **34**, 155–168.

Beneden, P.J.; Gervais, P. (1880): Ostéographie des Cétacés vivants et fossiles. Paris, Bertrand, I–VIII, 1–634. + Atlas.

Bree, P.J. van; Duguy, R. (1967): Données crâniométriques sur quatre spécimens de *Kogia breviceps* (de Blainville, 1838) (Mammalia, Cetacea) échoués sur les côtes d'Europe. Mammalia **31**, 639–644.

Dell, R.K. (1960): The New Zealand occurrences of pygmy sperm whale, *Kogia breviceps.* Rec. Dom. Mus. **3**, 229–234.

Edmonson, C.H. (1948): Records of *Kogia breviceps* from Hawaiian Islands. J. Mammalogy **29**, 76–77.

Gallagher, M.D.; Bree, P.J. van (1980): On a dwarf sperm whale, *Kogia simus* (Owen, 1866), from the sultanate of Oman. Z. Säugetierkunde **45**, 53–57.

Gaskin, D.E. (1966): New records of the pigmy whale *Kogia breviceps* Blainville 1838, from New Zealand, and a probable record from New Guinea. Norsk Hvalfangststtid **55**, 35–37.

— (1968): The New Zealand cetacea. Fish Res. Bull. **1** (New ser.), 1–92.

Haas, J. (1874): On the occurrence of a new species of *Euphysetes (E. pottsii),* a remarkably small catodont whale, on the coast of New Zealand. Trans. Proc. New Zeal. Inst. **6**, 97–102.

Hale, H.M. (1947): The pigmy sperm whale (*Kogia breviceps,* Blainville) on South Australian coasts. Rec. S. Aust. Mus. **8**, 531–546.

— (1959): The pigmy sperm whale on South Australian coasts-continued. Rec. S. Aust. Mus. **13**, 333–338.

— (1962): The pigmy sperm whale (*Kogia breviceps*) on South Australian coasts. Part 3. Rec. S. Aust. Mus. **14**, 197–230.

– (1963): Young female pigmy sperm whale (*Kogia breviceps*) from Western and South Australia. Rec. S. Aust. Mus. **14**, 561–577.

Handley, C.O.J. (1966): A synopsis of the genus *Kogia* (pygmy sperm whale). In: Whales, Dolphins and Porpoises. Ed. by K.S. Norris. Berkeley Los Angeles: Univ. Calif. Press. 62–69.

Harrison, T.; Jamuh, G. (1958): Pigmy sperm whale (*Kogia breviceps*) in Borneo. Nature, Lond. **182**, 543.

Hubbs, C.L. (1951): Eastern Pacific records and general distribution of pygmy sperm whale. J. Mammalogy **32**, 403–410.

Kami, H.T.; Lutjan, R.J. (1976): Record of a dwarf sperm whale *Kogia simus* Owen from Guam. Micronesica **12,** 327–332.

Longman, H.A. (1926): New records of Cetacea, with a list of Queensland species. Mem. Qd Mus. **8**, 266–278.

Oliver, W.R.B. (1922): A review of the Cetacea of the New Zealand seas. Proc. Zool. Soc. London 557–585.

Owen, R. (1866): On some Indian Cetacea collected by Walter Elliot Esq. Trans. Zool. Soc. London **6**, 17–47.

Pillay, R.S.W. (1926): List of cetaceans taken in Travancore from 1902 to 1925. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **31** 815–817.

Roest, A.I. (1970): *Kogia simus* and other cetaceans from San Luis Obispo County, California. J. Mammalogy **51**, 410–417.

Ross, G.J.B. (1979): Records of pygmy and dwarf sperm whales, genus *Kogia*, from southern Africa, with biological notes and some comparisons. Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.) **11**, 259–327.

Serene, R. (1934): Sur un échouage de *Kogia breviceps* Gray, à proximité de l'Institut Océanographique de Nhatrang (Annam). Bull. Mus. Hist. nat., Paris, ser. **2**, 6, 398–399.

Yamada, M. (1954): Some remarks on the pygmy sperm whale, *Kogia,* Scient. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **9**, 37–58.

Weber, M. (1923): Die Cetaceen der Siboga-Expedition. Siboga-Exp. Monogr. **58**, 1–38.

Adresse des auteurs: D. Robineau, Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Anatomie comparée, 55, rue de Buffon, F-75005 Paris; P. Rancurel, Laboratoire de Zoologie marine, Faculté des Sciences de Saint-Jérôme, F-13397 Marseille Cedex 4

BEKANNTMACHUNG

Entgegen der Terminankündigung auf der 54. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde mußte auf Bitten des Heidelberger Verkehrsvereins der Termin für die 55. Hauptversammlung vorverlegt werden.

Einladung

Die 55. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e.V. findet von Montag, den 7. September, bis Freitag, den 11. September 1981, in Heidelberg statt.

Vorläufiges Programm

Montag, 7. September:	Anreisetag	
	ab 19.00 Uhr	Begrüßungsabend im Hotel Ziegler-Bräu, Bergheimer Straße 1b
Dienstag, 8. September:	Großer Hörsaal des Zoologischen Instituts, Im Neuenheimer Feld 230 (Universitätskampus)	
	9.00 Uhr	Begrüßung Eröffnung durch den 1. Vorsitzenden anschließend Vorträge
	19.00 Uhr	Empfang durch den Präsidenten der Universität anschließend Rittermahl in den Räumen des Zoologischen Instituts
Mittwoch, 9. September:	Großer Hörsaal – Zoologie, Vorträge	
Donnerstag, 10. September:	Großer Hörsaal – Zoologie, Vorträge	
	ab 14.00 Uhr	Tiergarten Heidelberg, Führung durch Direktor Dr. D. Poley, anschließend rustikales Abendessen
Freitag, 11. September:	Ganztägige Exkursion, Bus- und Dampferfahrt zur Deutschen Greifenwarte / Burg Guttenberg	

Das Programm mit Vortragsfolge wird allen Mitgliedern rechtzeitig vor der Tagung zugesandt.

Alle Interessierten sind zu dieser Tagung herzlich eingeladen. Falls besondere persönliche Einladungen gewünscht werden, wird gebeten, sich an den 1. Vorsitzenden, Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71, zu wenden.

Bitte melden Sie Ihre Vorträge für die Tagung, die in der Regel nicht länger als 15 Minuten dauern sollen, möglichst frühzeitig, spätestens aber bis zum 1. Juni 1981, beim Geschäftsführer der Gesellschaft, Prof. Dr. Hans-Jürg Kuhn, Anatomisches Institut der Universität, Kreuzbergring 36, D-3400 Göttingen an.

Den Tagungsort betreffende und organisatorische Fragen beantwortet Prof. Dr. Heinz Moeller, Zoologisches Institut der Universität Heidelberg, Abt. für Wirbeltiermorphologie, Im Neuenheimer Feld 230, D-6900 Heidelberg, Tel. 06221/562657 oder 562995.

BUCHBESPRECHUNGEN

NAGL, W.: **Chromosomen.** Organisation, Funktion und Evolution des Chromatins. 2. neubearb. und erweiterte Auflage. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1980. Pareys Studientexte 23. 228 S., 102 Abb. u. Tab. Balacron brosch. DM 29,—.

Die Chromosomenforschung hat in den letzten Jahren viele neue Befunde erarbeitet und eine wesentliche Erweiterung erfahren, weil sie von vorwiegend statischen zu höchst dynamischen Betrachtungsweisen übergegangen ist. Forschern, welche nicht Spezialisten im Chromosomenbereich sind, wurden Einsichten und Übersichten fast unmöglich gemacht, weil schon zwischen den Ergebnissen der einzelnen Fachrichtungen innerhalb der Chromosomenforschung unüberbrückbar erscheinende Lücken entstanden waren. ,,Seit einigen Jahren wurden jedoch übergreifende Methoden entwickelt, so daß sich die Lücken zu schließen beginnen." Die Chromosomenforschung schreitet rasch fort,und der Autor sagt: ,,All die Dutzende Chromosomenmodelle, wie sie auch in der ersten Auflage dieses Taschenbuches vorgestellt wurden, erwiesen sich als falsch." In den derzeitigen Forschungsstand führt NAGL in flüssiger Form und mit klaren Definitionen ein. Er gibt einen Überblick vom Wissen über die Morphologie der Chromosomen, ihren molekularen Aufbau und ultrastrukturelle Organisation, die funktionelle Organisation und Genexpression, die DNA-Replikation und die Zellcyclen, die Chromosomengenetik, und so führt er zu den Vorstellungen über die Evolution der Chromosomen. Ein Einblick in Präparationsmethoden und Manipulation bildet den Abschluß.

Das Werk beeindruckt nicht nur durch die wohlgeordnete Fülle von Tatsachen, die vielen Lesern neu sein werden, sondern auch durch allgemeine, anregende Hinweise. So wird herausgestellt, daß die Diversifikation der Phylogenese und Ontogenese primär auf Änderungen in der Genregulation beruht, weniger auf Änderungen (Mutationen) der Gene selbst. So heißt es: ,,Es lassen sich beim besten Willen keine prinzipiellen Unterschiede in der Struktur und Funktion der Gene und ihrer Produkte finden, die die Unterschiede zwischen Affe und Mensch erklären könnten. Auch die Anzahl der (tolerierten) Mutationen in der apiden und hominiden Evolutionslinie sind vergleichbar. Und dennoch unterscheidet sich der Mensch in vielen Merkmalen vom Affen, in Merkmalen, die seine organismische Organisation betreffen, nicht seine molekulare (d. h. seine Gene). Der Unterschied kommt – soweit ist man sich heute unter weiterdenkenden Biologen einig – von Änderungen in der Regulation der Entwicklung. An dieser Regulation sind sicherlich Gene beteiligt: Regulatorgene, die steuernd eingreifen, und regulierte Gene, deren Aktivität gefördert bzw. gehemmt wird. Aber wir werden sehen, dies reicht nicht aus, um die gesamte Differenzierung und Morphogenese zu erklären." Insgesamt ein sehr empfehlenswertes Buch, nicht nur für Studierende.

W. HERRE, Kiel

HABERMEHL, K.-H.: **Die Altersbestimmung bei Versuchstieren.** Berlin u. Hamburg: Verlag Paul Parey 1980. 131 S., 82 Abb., 26 Tab., DM 46,–.

Nach dem 1975 vom gleichen Autor in einer 2. Auflage ,,Die Altersbestimmung bei Haus- und Labortieren" erschien, liegt jetzt ein Buch zur ,,Altersbestimmung bei Versuchstieren" vor. Behandelt werden Hausmaus, Wanderratte, Meerschweinchen, Kaninchen, Syrischer Goldhamster, Chinesischer Zwerghamster, Europäischer Feldhamster, Mongolische Rennmaus, Frettchen, verschiedene Affenarten, das Spitzhörnchen, Hund, Katze und Schwein (Minipig). Den eigentlichen Angaben zur prä- und postnatalen Altersbestimmung anhand von Entwicklungsstadien (Körpergröße und Körpergewicht) und von Skelett- und Gebißmerkmalen werden jeweils Daten zur Fortpflanzung vorangestellt (Eintritt der Geschlechtsreife, Tragzeit, Wurfgröße, Wurffrequenz, Säugezeit, Zyklus- und Brunstdauer, Zitzenzahl). Da die Individualentwicklung in Abhängigkeit von Geschwisterzahl, Nahrung, Haltung, Jahreszeit u. a. einer erheblichen Variabilität unterliegt, können die Merkmale nur zu einer ,,Altersbeurteilung" (HABERMEHL) herangezogen werden. Auch die Rassezugehörigkeit wirkt sich hier zweifellos aus; denn nur so lassen sich folgende divergierende Angaben zur Alterskennzeichnung erklären: Beim Hund verknöchert z. B. die distale Epiphysenfuge beim Radius nach GORR (1967) schon mit 6–9 Monaten (Rasse?) nach SEOUDI (1948) erst nach 16–18 Monaten (Rasse?). Damit ist eine Altersschätzung mit Hilfe solcher Entwicklungsstufen also kaum möglich. Ältere Angaben, auf die der Autor in Ermangelung neuerer Daten zurückgreifen muß, bedürfen wohl einer Überprüfung. So basiert die Altersbeurteilung bei der Katze nach dem Verknöcherungsgrad der Epiphysenfugen auf SCHAEFFER (1932); danach sollen die Epiphysenfugen des Femur schon mit $8^1/_2$ Monaten verknöchern, was mit Beobachtungen an eigenem Sammlungsmaterial nicht in Einklang steht. Wer Versuchstiere aus eigener Zucht verwendet, benötigt das vorliegende Buch natürlich nicht. Wer aber auf altersmäßig nicht bekanntes Material zurückgreifen muß, wird eine Fülle von Informationen finden, die eine Zuordnung zu einem bestimmten Lebensalter erlauben.

Zum Schluß sind zwei Richtigstellungen angezeigt: Die Hasenartigen führen den wissenschaftlichen Namen ,,Lagomorpha" (nicht Lagomorphae), nur die Unterkieferbackenzähne der Hausmaus sind 2-wurzlig, die oberen aber 3-wurzlig.

H. REICHSTEIN, Kiel

DRESCHER, H.-E.: **Biologie, Ökologie und Schutz der Seehunde im schleswig-holsteinischen Wattenmeer.** Beiträge zur Wildbiologie, H. 1, Wissen. Schriftenreihe des Landesjagdverbandes Schleswig-Holstein. Meldorf 1979.
Biology, ecology and conservation of harbour seals in the tidelands of Schleswig-Holstein. Canad. Transl. of Fisheries and Aquatic Sciences, No 4635. Dept. of Fisheries and Oceans Research Branch, Quebec, P. Q., 1980.

Die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde hat vor 6 Jahren auf ihrer Hauptversammlung beschlossen, Landesregierungen auf die Bestandsbedrohungen von Seehund und Fischotter hinzuweisen; sie hat dabei Studien über diese Tiere gefordert. Die vorliegende Schrift muß als eine Frucht dieser Bemühungen betrachtet werden.

DRESCHER hat in den Jahren 1974–1978 Daten zur Biologie und Ökologie der Seehunde an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins und dem vor ihr liegenden Wattenmeer gesammelt. Grundlagen zum Artenschutz sind nun vorhanden. Die Seehunde sind jahreszeitlich unterschiedlich stark an das Wattenmeer gebunden. Die maximale Anzahl wird von Anfang bis Mitte Juli beobachtet. 95% der Jungtiere werden in der Zeit zwischen dem 16. Juni und 8. Juli geboren und danach etwa 4 Wochen gesäugt. 60–65% der Jungtiere sterben im ersten Lebensjahr. Die Seehundpopulation der gesamten Deutschen Bucht bildet eine einheitliche Gruppe, das nordfriesische Wattenmeer ist das wichtigste Aufzuchtgebiet; in ihm wird mehr als die Hälfte aller Seehunde der Deutschen Bucht geboren. Die Überlebenschance der Jungtiere hängt von einer ungestörten Aufzuchtzeit und einem guten Ernährungszustand am Ende der Säugezeit ab, denn erst dann lernen die Tiere eigenen Nahrungserwerb. Die Dicke des Unterhautfettes (Speckschicht) gibt Aufschlüsse. Störungen während der Aufzuchtzeit wirken sich auf die Dicke der Speckschicht aus. Störungen werden vor allem hervorgerufen durch Feriengäste, welche mit Booten an die Seehundsbänke fahren, durch Sportboote u. ä. Daher wird die Einrichtung von Seehundschutzgebieten für die Zeit vom 1. Juni bis 15. August vorgeschlagen. Langfristige weitere Beobachtung ist zu fordern, um die Auswirkung von Schadstoffrückständen, die in der Speckschicht und anderen Organen nachgewiesen wurden, zu erfassen. Internationale Zusammenarbeit ist notwendig, um weitere Einsichten zu erlangen.

W. HERRE, Kiel

BRAZIER, M. A. B. (ed.): **Brain Mechanisms in Memory and Learning.** New York: Raven Press 1979. IBRO Monograph Series Vol. 4. 416 pp., $ 39.00.

Das IBRO-Treffen von 1977 fand in London statt und stand unter dem Thema: Hirnmechanismen bei Gedächtnisbildung und Lernvorgängen. Im vorliegenden 4. Bd. der IBRO Monograph Series sind die Vorträge veröffentlicht und folgenden vier Sachgebieten zugeordnet: Studien an einzelnen Neuronen (8), ontogenetische Studien (3), experimentelle und elektrophysiologische Studien (12), Untersuchungen am Menschen (6). Dieses Buch vermittelt ähnlich wie die vorangegangenen einen informativen Überblick über bisherige Erkenntnisse, methodische Möglichkeiten und weiterführende Fragestellungen auf dem Gebiet der Hirnforschung.

D. KRUSKA, Hannover

USPENSKI, S. M.: **Der Eisbär.** Aus dem Russischen v. G. GREMPE. Die Neue Brehm-Bücherei 201. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen 1979. 112 S., 48 Abb. M 10,60.

In der vorliegenden Artmonografie faßt S. M. USPENSKI den heutigen Wissensstand über die Biologie des Eisbären zusammen. Der Autor hat an zahlreichen Expeditionen in die eurasiatische und nordamerikanische Arktis teilgenommen, so daß der Leser sachkundig informiert wird. Die Monografie gibt Auskunft über Erforschungsgeschichte der Eisbären, Evolution und Systematik; morphologische und physiologische Besonderheiten, Verbreitung, Bestandsschätzungen und Populationsstruktur, Verhalten, Nahrung, Wanderungen, Fortpflanzung, Mortalität, Jagd und wirtschaftliche Bedeutung, Schutz, Gefangenschaftshaltung und über Richtungen der Eisbärforschung sowie deren Organisation. In vielen Bereichen werden Wissenslücken oder widersprüchliche Ergebnisse herausgestellt.

Obwohl Eisbären einen für Menschen ungastlichen und schwer zugänglichen Lebensraum besiedeln, war der Weltbestand seit längerem bedroht. Unkontrollierte, hohe Abschußquoten unter Einsatz moderner technischer Hilfsmittel, mangelnde Immunität der Tiere bei Konfrontation mit neuen Krankheiten durch Haustier und Mensch sowie möglicherweise Rückgang der Beutetiere haben in der Vergangenheit im gesamten Verbreitungsgebiet zu erheblichen Bestandsminderungen geführt. Durch beispielhafte internationale Einigung sämtlicher Anliegerstaaten der Arktis ist der Eisbär seit einigen Jahren weitestgehend unter Schutz gestellt. Die Bestände konnten sich erholen. Organisierte Schwerpunktforschung auf den Gebieten Bestandsdynamik, Populationsstruktur, Craniometrie, Altersbestimmung an Zahnschliffen, Parasitologie, Biochemie, Verhalten im Winterlager, Jungenaufzucht werden von verschiedenen Institutionen der Arktis-Anliegerstaaten durchgeführt und gefördert. Das Büchlein von S. M. USPENSKI kann als Informationsquelle über den Stand der Eisbärforschung empfohlen werden.

D. KRUSKA, Hannover

ROTHE, H.; WOLTERS, H. J.; HEARN, J. P. (eds.): **Biology and behaviour of Marmosets.** Proceedings of the Marmoset-Workshop, Göttingen 2.–5. Sept. 1977. Göttingen: Eigenverlag Rothe 1978. 300 pp. DM 52,–.

Die Intensivierung des Interesses an den Krallenäffchen (Callitrichidae) schlägt sich in der steigenden Zahl von Publikationen nieder. Nahezu gleichzeitig mit der umfassenden Monographie von HERSHKOVITZ erschienen zwei Symposienbände, die ausschließlich dieser, so lange vernachlässigten Gruppe gewidmet sind. Der vorliegende Band ergänzt den von KLEIMAN 1977 herausgegebenen Sammelband in erfreulicher Weise, wenn auch Überschneidungen nicht ganz vermeidbar waren. In 33 Beiträgen berichten Autoren aus Brasilien, Deutschland, England, der Schweiz und USA über Fortpflanzungsbiologie, postnatale Entwicklung, Ontogenie der Vokalisation, über Reintegration handaufgezogener Jungtiere in Familienverbände, Paarbindung, Duftmarkierung und Sozialverhalten. Die Sonderstellung der Callitrichidae unter den Primaten wird bei Durchsicht aller Beiträge deutlich, wenn auch, von Randbemerkungen abgesehen, eine evolutionsbiologische Synthese noch nicht gezogen wird. Der Band kann jedem, der an Verhaltensbiologie der Primaten interessiert ist, als wichtige Informationsquelle empfohlen werden.

D. STARCK, Frankfurt/M.

RIEDL, R.; KASPAR, R.: **Biologie der Erkenntnis.** Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Vernunft. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1979. 230 S., 60 Abb., Glanzkasch. DM 29,80.

Nachdem in den letzten Jahren eine Reihe namhafter Biologen und Wissenschaftstheoretiker Bausteine, oder besser gesagt, umfangreiche Bauteile zu einer evolutionsbiologisch und neurophysiologisch begründeten Erkenntnislehre beizubringen bemüht waren (K. LORENZ, G. VOLLMER, K. POPPER, J. ECCLES u. a.), hat R. RIEDL in vorliegendem Band seine eigene Konzeption zusammenfassend dargestellt und zugleich eine großartige Synthese erarbeitet, die natürlich eingebunden wie alle Wissenschaft in den uns gegebenen zeitlichen Rahmen, offensichtlich eine grundsätzliche Zaesur markiert und das Tor in Neuland eröffnet. Eine derart komplexe Gesamtschau verlangt nicht nur umfassende und spezielle Kenntnisse und Erfahrungen auf allen Gebieten der Biologie und Wissenschaftstheorie, sondern erfordert vor allem auch die Fähigkeit, derart vielfach vernetzte Zusammenhänge sprachlich bewältigen zu können. Der Autor hat diese Aufgabe in hervorragender Weise gemeistert und ein Buch geschrieben, das die schwierige und anspruchsvolle Materie in knapper und klarer, lesbarer Form darbietet.

Eine umfassende Darlegung des Inhaltes ist in wenigen Zeilen eines Referates nicht möglich. Hingewiesen sei auf Folgendes: RIEDL verwendet den Begriff Erkenntnis in einem umfassenderen Sinn als die klassische Philosophie und faßt unter ihm jede Art von Informationsgewinn vom molekularbiologischen Bereich bis zur rationalen Erkenntnis zusammen. Erkenntnis wird damit zu einem Gegenstand der Evolution selbst und ermöglicht die Erforschung, auch der Grundlagen der Vernunft, über die Erforschung des Zuwachses an Information mittels vergleichend-stammesgeschichtlicher Methode. Eindrucksvoll dargestellt wird das Zusammenspiel von ratiomorphem Apparat, d. h. aller jener zentralnervösen Verrechnungsmechanismen, die unbewußte Erkenntnisleistungen vollbringen, mit dem System der rationalen Vernunft (Bewußtsein und Selbstreflexion). Die Lektüre des Bandes sollte jedem Biologie-Studenten zur Pflicht gemacht werden. Sie könnte einerseits anregen, über die Grenzen der Vernunft und über den Unsinn von Aberglauben und Ideologien nachzudenken und auf der anderen Seite, vor der Abkehr in einseitiges Spezialistentum ohne Einsicht in grundlegende Zusammenhänge bewahren.

Dem Buch ist ein umfangreicher Apparat an Anmerkungen und Literaturangaben beigefügt. Vor allem ist ein Glossar der wichtigsten, vor allem philosophischen Grundbegriffe (6 S.) ein nützliches Hilfsmittel. Die Ausstattung des Buches durch den Verlag ist ausgezeichnet, der Preis erfreulich niedrig.

D. STARCK, Frankfurt/M.

SCHWERDTFEGER, F.: **Ökologie der Tiere.** Bd. II. Demökologie. 2. neubearb. Aufl. Hamburg u. Berlin: Paul Parey 1979. 450 S., 249 Abb., 55 Übers., DM 120,–.

Der zweite Band des bewährten, umfassenden Handbuches der Ökologie der Tiere liegt 11 Jahre nach Erscheinen der ersten Auflage nunmehr in neubearbeiteter Gestalt vor. In ihm behandelt der Verfasser die Demökologie, also die Struktur und Dynamik der Populationen und die Faktoren, die Einfluß auf diese haben. Grundkonzeption, Art der Darstellung und Schwerpunkte sind gegenüber der Erstauflage nicht verändert. Der zugrunde liegende Stoff ist allerdings in einem Jahrzehnt erheblich angewachsen. Der Verfasser hat es durch überaus sorgsame Raffung verstanden, den Zuwachs an Kenntnissen einzuarbeiten, ohne den Umfang des Buches zu verändern. Das Literaturverzeichnis umfaßt 37 S. (gegenüber 32 S. in der 1. Aufl.). Wesentliches zur Methodik ist berücksichtigt. Das Werk ist für den Theoretiker wie für den Praktiker unentbehrlich. Die Ausstattung durch den Verlag ist hervorragend.

D. STARCK, Frankfurt/M.

SILVERS, W. K.: **The Coat Colors of Mice.** New York, Heidelberg, Berlin: Springer-Verlag 1979. 379 S., 66 Abb., 3 Farbtafeln, DM 59,60.

Das Buch beschäftigt sich ausschließlich mit den Farbmutanten der Labormaus *(Mus musculus)*, dies aber so umfassend und vielseitig, daß man darin zahlreiche Beispiele für die verschiedensten Erscheinungen aus der Säugetier-Genetik findet. In den vergangenen 25 Jahren wuchs die Anzahl bekannter Farballele von 32 auf mehr als 130, die über 50 Loci betreffen. Mit dem Elektronenmikroskop wurden Pigmente und Pigmentbildungszellen vergleichend untersucht, durch Transplantationsversuche wurde die Art der Genwirkung eingeengt, der Einfluß der Mutationen auf Funktion und Verteilung der Melanozyten im Körperinnern betrachtet, der Einfluß mehrerer Farbfaktoren aufeinander geprüft. Pleiotrope Effekte, so Mängel am Labyrinth, bei der Skelett- und Blutbildung oder am Nervensystem werden beschrieben. Faszinierend sind die Ergebnisse nach Vereinigung früher Furchungsstadien von Mäusen verschiedenen Farbgenotyps (allophäne Mäuse), die überzeugend zur Deutung von auf den X-Chromosomen lokalisierten Scheckungsfaktoren beitragen. Obwohl so zahlreiche Fakten bekannt sind, daß es schwer fällt, nicht den Überblick zu verlieren, ist eigentlich in noch keinem einzigen Fall die betreffende Genwirkung wirklich umfassend geklärt. Auch in Teilen bestehen vielfach noch mehrere Hypothesen und Deutungsmöglichkeiten nebeneinander. Wenn das Werk trotzdem gut verständlich bleibt, ist das der sorgfältigen Gliederung und meisterlich klaren Darstellung zu danken. Es kann in jeder Hinsicht empfohlen werden. J. NIETHAMMER, BONN

KUHLEMANN, P.: **Ethnologische und zoologische Irrtümer in der Archäologie.** Teil I: Bemerkungen über Jagd, Mythologie und Kunst in der Steinzeit. Barmstedt: Verlag D. Kurth 1979. 80 S., 28 Abb., 3 Fotos, 3 Karten, DM 36,—.

KUHLEMANN hat sich im vorliegenden Heft aus der Reihe ,,Ethnologische Abhandlungen" der Mühe unterzogen, Interpretationen von im Paläolithikum und Epipaläolithikum entstandenen Felsmalereien und Höhlenzeichnungen einer kritischen Bewertung zu unterziehen, da seiner Auffassung nach die im wesentlichen auf Archäologen zurückgehenden mythologischen Bilddeutungen mit Irrtümern und Trugschlüssen behaftet sind. An Hand zahlreicher vorgeschichtlicher Darstellungen von Tieren (vorwiegend Säugetieren), Menschen und Jagdszenen – die auf 27 Tafeln zusammengefaßt sind – unternimmt der Verfasser den Versuch, die Bilder unter mehr zoologischen, jagdkundlichen und ethnologischen Aspekten zu sehen. Daß diese Bemühungen – die letzten Endes auch in eine Deutung einmünden – bei der Qualität der Bilder und deren fragmentarischem Charakter, vor allem aber wegen der oft abstrahierenden Art der Darstellung nicht immer zufriedenstellend ausgehen, versteht sich von selbst. Nicht jede Tierdarstellung läßt sich artlich eindeutig zuordnen, unbeschadet der Tatsache, daß manches Detail sehr genau wiedergegeben wird. Das zeugt von guter Naturbeobachtung. Daß es den vorgeschichtlichen ,,Künstlern" jedoch nicht um eine naturalistische Wiedergabe des Gesehenen ging, bezeugen z. B. nicht definierbare Säugetiergestalten mit riesigen Körpern und winzigen Köpfen (Tafel XVIII). Unter welchem Blickwinkel man solche Darstellungen auch immer sehen mag, sicher ist, daß der vorliegende Beitrag vor allem jene ansprechen wird, deren Interesse im Bereich zwischen Prähistorie, Kulturgeschichte, Kunst und Archäo-Zoologie angesiedelt ist. H. REICHSTEIN, Kiel

VERWOERD, C. D. A.; OOSTROM, C. G. VAN: **Cephalic neural crest and placodes.** Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology Vol. 58. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1979. 75 pp., 41 figs., DM 48,–.

Die Frage nach Vorkommen und Entwicklung von Ektodermplakoden bei Säugetieren ist noch unzureichend geklärt. Die Verfasser untersuchten daher an gleichmäßig behandeltem Material 120 Embryonen von Labormäusen im Alter von 7–10 Tagen, entsprechend den Stadien von 0–21 Somiten an Schnittserien und 11 plastischen Rekonstruktionen. Die Arbeit befaßt sich mit der differenten Dicke des Ektoderms in verschiedenen Kopfregionen, bringt ausführliche und gut illustrierte Befundberichte, bleibt aber im wesentlichen rein deskriptiv und typologisch. Primär ist das Kopfektoderm überall gleich dick. Im 5.–8. Somiten-Stadium wird die Medullarplatte abgrenzbar. Gleichzeitig verdünnt sich das Ektoderm seitlich von dieser. Als Ursache wird Bildung der Neuralleiste und Ektomesenchymproliferation in dieser Randzone angenommen. Diese Verdünnung unterbleibt an drei Stellen, die der späteren Hypophysenplakode, den Riechplakoden und den Ohrplakoden entsprechen. Diese Bezirke verdicken sich später. Bildung der Octavusneurone aus der Ohrplakode wird bestätigt. Die latero-ventral angrenzenden Ektodermbezirke verdünnen sich, angeblich durch stärkeres Wachstum der unterlagernden Gewebe. Abgesprengte Reste dickeren Ektoderms als inselartige Bezirke dorsal der Branchialregion werden als Epibranchialplakoden angesprochen. Die Plakoden werden nicht, wie meist üblich, als Ektodermproliferationen sondern primär als Reste dicken Ektoderms gedeutet. Das Ektoderm über der Augenblase verdünnt sich zunächst und verdickt sich erst sekundär unter dem induktiven Einfluß des Augenbechers. Leider wird das spätere Schicksal der Epibranchialplakoden nicht verfolgt.

D. STARCK, Frankfurt/M.

Rathbun, G. B.: **The Social Structure and Ecology of Elephant Shrews.** Fortschritte der Verhaltensforschung – Advances in Ethology 20. Berlin und Hamburg; Paul Parey 1979. 77 S., 48 Abb., 10 Tab., kt. DM 48,–. ISBN 3-489-60836-4

Der Verfasser untersuchte 2 Arten von Macroscelidea im Ostafrikanischen Freiland: *Rhynchocyon chrysopygus* in den Küstenwäldern von Kenia (21 Monate lang) und *Elephantulus rufescens* (12 Monate) im Tsavo-Buschland; eine dritte Art (*Petrodromus tetradactylus*) nur kürzere Zeit. Trotz der großen stammesgeschichtlichen Bedeutung der Familie Macroscelididae fehlen Untersuchungen an lebendem Material weitgehend, nur die Morphologie ist einigermaßen erforscht. Nach einer Einführung in die Systematik der rezenten Elefantenspitzmäuse, die heute meist und wohlbegründet als eigene Ordnung Macroscelidea geführt werden, werden Aussehen und Verbreitung kurz besprochen. Die Untersuchungsgebiete, Methoden und Lebendfang und -beobachtung beider Arten werden verglichen. Zur Kontrolle wurden außerhalb der engeren Studiengebiete Kontrolltiere zu Magenuntersuchungen erlegt und diese mit eigenen Bodenstreufängen von Evertebraten verglichen. Die Aktivitätsmuster, Unterschlüpfe und das Putzverhalten wurden verglichen und mit der Sozialstruktur, der Nahrungsökologie, dem Feinddruck sowie gelegentlichem Kommensalismus in Verbindung gebracht. Bei der Entwicklung wird auch auf weitere Literaturdaten zurückgegriffen, wodurch Vertreter von vier Gattungen (*Rhynchocyon, Elephantulus, Petrodromus tetradactylus, Macroscelides proboscideus*) miteinander verglichen werden konnten, nur über die als Gattung *Nasilio* zusammengefaßten Formen lagen nicht genügend Daten vor. Außer einer Fülle von Befunden an den einzelnen Arten, liefert die Studie auch Material zur Beurteilung der stammesgeschichtlichen Stellung der immer wieder verschiedenen Gruppen zugeteilten Familie. Wenn man außer den beiden rezenten die zwei fossilen Unterfamilien in die Betrachtung einbezieht, liegt der Schluß nahe, daß die Macroscelides ursprünglich herbivore Säugetiere waren. Dafür sprechen u. a. die relativ hypsodonten Zähne, ein großer Blinddarm sowie reine Pflanzenfresser unter den Fossilformen. Auch die vom Autor als ,,microcursorial adaptive syndrome“ bezeichnete morphophysiologische Anpassung läßt sich nur recht schwierig und auf Umwegen aus den recht generalisierten echten Insectivora ableiten. Dieser Lebensformtyp, der auch in anderen Ordnungen unabhängig erreicht wurde (Übersicht S. 65) läßt sich durch folgende 6 Merkmale umschreiben: 1. Tropische bis subtropische Verbreitung ohne Temperaturbelastung; 2. Körpermasse unter 20 kg; 3. schnelle, laufende Fortbewegung; 4. ,,weidende“, selektive Aufnahme von sehr energiereicher Nahrung (hier viel tierisches Protein aus Kleintieren); 5. weitentwickelte Laufjunge; 6. monogame Sozialstruktur.

Eine außerordentlich gut dokumentierte und gehaltvolle Abhandlung. F. Krapp, Bonn

Kükenthal, W.; Renner, M.: **Leitfaden für das Zoologische Praktikum.** 18. überarb. Aufl. Stuttgart, New York: Gustav Fischer 1980. 478 S., 224 Abb., DM 49,–.

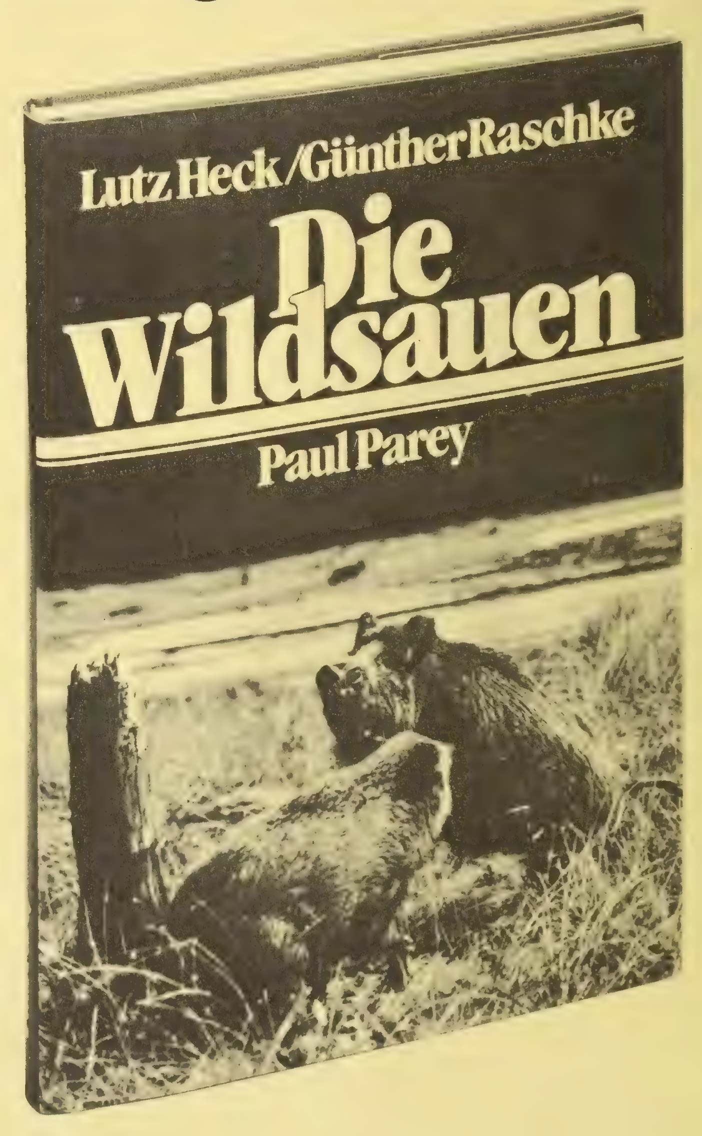
Eine neue Auflage eines der erfolgreichsten deutschsprachigen Lehrbücher ist erschienen. Das didaktisch glückliche Konzept, der Anleitung zur praktischen Arbeit an ausgewählten Objekten der wesentlichen Tiergruppen eine kurze allgemeine Einführung in den ganzen Tierstamm voranzustellen, erweist sich bei dem derzeitigen geringen Kenntnisstand der Studienanfänger als besonders wertvoll. Zu diesen Vorzügen zu rechnen ist auch die umfangreiche Übersicht zur Systematik sowie eine Nomenklatursammlung zoologischer Fachworte. Wie üblich bei diesem Lehrbuch wurden neue morphologisch-funktionelle Ergebnisse der Forschung in diese Auflage eingearbeitet. Ein gewisser Mangel ist die uneinheitliche Nomenklatur in der Beschriftung der zahlreichen guten Abbildungen. Ein Mangel, der sich bei weiteren Auflagen dieses guten und erfolgreichen Standardwerkes wohl leicht beheben ließe.

W. Weidemann, Hannover

Stephan, H.; Baron, G.; Schwerdtfeger, W. K.: **The brain of the common Marmoset (Callithrix jacchus).** A stereotaxic Atlas. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1980. 91 pp. 5 figs., 3 tabs., 73 plates, DM 168,–.

Wegen ihrer leichten Haltung und Züchtbarkeit gewinnen Callitrichiden in letzter Zeit mehr und mehr Bedeutung für die Experimentalforschung. Der vorliegende Atlas dürfte für den Neurophysiologen daher von großem Wert sein. Der Bildersammlung liegen Schnittserien von 5 Gehirnen von männlichen *Callithrix jacchus* zugrunde (in den drei Hauptschnittrichtungen). Auf 73 großformatigen Tafeln werden jeweils benachbarte Schnitte in Zell- und Markscheidenfärbung gegenübergestellt. Die Qualität dieses Atlas ist in jeder Hinsicht kaum zu übertreffen. Die Tafeln sind in einer nicht störenden Weise – ohne Verweisungsstriche – sorgfältig beschriftet. Der Text beschränkt sich auf Hinweise zum Material, zur Methode und zur standardisierten Orientierung. Ausklappbare Abkürzungserklärungen, getrennt für Zellgruppen und für Faserbahnen sind beigegeben, ebenso ein Literaturverzeichnis. Der Atlas dürfte nicht nur für den Experimentalforscher, sondern auch für den Morphologen eine überaus wertvolle Orientierungshilfe sein. D. Starck, Frankfurt/M.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 212.— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 39,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.



Lutz Heck/Günther Raschke
Die Wildsauen
Paul Parey

Vol. 46 (2), 65–128, April 1981 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Strauss, F.: Probleme der Ovo-Implantation bei den Säugetieren. – Ovo-implantation problems of the mammals 65

Eisentraut, M.: Ergänzende Untersuchungen am Gaumenfaltenmuster der Säugetiere. – Complementary studies on the pattern of palatal ridges in mammals 79

Advani, R.: Seasonal fluctuations in the feeding ecology of the Indian false vampire, *Megaderma lyra lyra* (Chiroptera: Megadermatidae) in Rajasthan. – Jahreszeitliche Änderungen in der Futterzusammensetzung der indischen Falschen Vampirfledermaus, *Megaderma lyra lyra*, in Rajasthan 90

Carleton, M. D.: A survey of gross stomach morphology in Microtinae (Rodentia: Muroidea). – Eine Untersuchung der Magenformen von Microtinae (Rodentia: Muroidea) 93

Thenius, E.: Zur stammesgeschichtlichen Herkunft von *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas (Suidae, Mammalia). – On the origin of the giant forest hog *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas (Suidae, Mammalia) 108

Wissenschaftliche Kurzmitteilungen

Bülow, B. von: Sumpfspitzmaus in Gewöllen aus Bütow/Pommern, 1975. – *Neomys anomalus* found in owl pellets from Bytow, Pomerania 1975 122

Gemmeke, H.: Albuminunterschiede bei Wald- und Gelbhalsmäusen (*Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis*, Mammalia, Rodentia) auch in getrockneten Muskeln und Bälgen elektrophoretisch nachweisbar. – Albumin differences in the long-tailed field mice and yellow-necked field mice (*Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis*, Mammalia, Rodentia) electrophoretically determined in dry muscles and skin 124

Buchbesprechungen 125



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien“ abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 46 (1981) 2, 65–128
InterCode: ZSAEA 7 46 (2), 65–128 (1981)

Mit 1 Beilage des Verlages Paul Parey

Probleme der Ovo-Implantation bei den Säugetieren

Von F. Strauss

Naturhistorisches Museum Bern

Eingang des Ms. 25. 4. 1980

Abstract

Ovo-implantation problems of the mammals

Reviewed were the results of mammalian ovo-implantation experiments. Germ and endometrium set up a mutual biological system for nidation and implantation. The endometrium is subdivided in four zones for understanding its cyclic activities. The secretory phase is called pregravid phase. The germ lying free in the uterine cavity is in neutral stage. During its receptive stage the uterus reacts upon the germ on an harmonic synchronized action of estrogen and progesterone. After this phase the uterus turns over to the non-receptive stage. Nidation and implantation is preceded by the preimplantative phase divided in a transport, preattachment, early attachment and late attachment stage. Implantation begins with the invasion stage. Delayed implantation is caused by a not yet harmonic synchronization of the steroids. The topographic position of the nidation/implantation site depends on the disposition of the endometrial bloodvessels and, therefore, on the relative biochemical and biophysical situation influencing also the topographic position of the inner cell mass.

In einer auch heute leider noch weit verbreiteten Vorstellung über die Ovoimplantation wird der sich im Endometrium festsetzende Keim gern mit einem malignen Tumor verglichen. Der Trophoblast wird dabei den Geschwulstzellen gleichgesetzt. Man kam so zur Auffassung, der Keimling fresse sich aktiv unter zerstörender Wirkung in die aufnahmebereite, aber passive Schleimhaut ein. Die entwicklungsgeschichtliche Forschung der letzten 30 Jahre, die sowohl auf vergleichend-embryologischen als auch auf experimentell-physiologischen Untersuchungen basiert, hat eine ebenso grundsätzliche wie radikale Umstellung unserer Ansichten über die Einbettung ausgelöst. Dabei ergab sich deutlich, daß Keim *und* Endometrium an der Implantation beteiligt sind und daß beide Organismen ein eng gekoppeltes biologisches System bilden, das schon in der Praeimplantationsphase wirksam ist. Bereits in diesem Stadium wirken Keim und Genitaltrakt aufgrund ihrer differenten biochemischen Konstitution zusammen, wobei die für den Uterus spezifischen Proteine, wie z. B. das Uteroglobin, eine wesentliche Rolle spielen. Ebenso sollen immunologische Faktoren beteiligt sein (Beier 1976; Yoshinaga 1976). Ferner kann bei der Maus auch der Geruch eines Männchens während der Laktation die implantativen Vorgänge auslösen, weil es dadurch zur Gonadotropinabgabe mit nachfolgender Oestrogenausschüttung kommt (Bloch 1973). Von großer praktischer und theoretischer Bedeutung ist immerhin die Feststellung, daß der eingebettete Keim ein homologes, von der Wirtin toleriertes Transplantat ist, bei dem der Trophoblast die Verbindung zum Wirtsgewebe herstellt. Deswegen wird er gern mit dem cancerogenen Gewebe in Parallele gesetzt. Die so relativ neuen Beiträge zur Nidation, Implantation und Ontogenese des Säugerkeimes verlangen daher gebieterisch eine Revision unserer Vorstellungen über die Ovoimplantation, bei der das Zusammenspiel sowohl von Uterus und Keim als auch der chemischen und mechanischen Komponenten zu berücksichtigen ist (Böving 1965).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4602-0065 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 65–79

ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

Unter dem Gesichtswinkel einer synthetischen Betrachtung dieser Vorgänge sind die am weiblichen Genitale ablaufenden zyklischen Prozesse nur als Vorbereitungen auf eine Gravidität verständlich. Obwohl die grundsätzlichen Vorgänge bei allen Placentaliern sehr ähnlich sind, kommen erhebliche art- und gruppenspezifische Unterschiede vor.

Vorgängig der Besprechung der Einnistung und Einpflanzung ist die funktionelle und mikrotopographische Disposition des Endometriums zur Keimaufnahme zu betrachten. Zum Verständnis der maternen Vorgänge bei der Implantation ist es zunächst erforderlich, das Endometrium aufgrund seiner Reaktionsbereitschaft und der darauf basierenden Reaktionsfähigkeit in Schichten zu gliedern. Die 1930 von Schröder verdienstvoll getroffene Einteilung der uterinen Schleimhaut beim Menschen, wie sie prinzipiell für jeden Säugerfruchtträger gilt, in die oberflächennahe Zona functionalis und die tiefe Zona basalis reicht heute nicht mehr aus, um die entscheidenden Wandlungen am Endometrium in den verschiedenen Funktionsphasen klar zu erfassen. Die unter dem Einfluß des ovariellen Steroidhormons Progesteron stehende endometrale Sekretionsphase oder praemenstruelle Phase ist bei richtiger funktioneller Bewertung als praegravide Phase zu bezeichnen. Innerhalb des Rahmens artspezifischer Unterschiede bedienen sich die Placentologen heute gern einer Vierteilung des Endometriums (Bartelmez 1957). Zur ersten, d. h. obersten, Schicht gehört das uterine Oberflächenepithel mit einer dünnen, unmittelbar anschließenden Bindegewebslage. Während der praegraviden Phase wird diese Schicht zur Vorbereitung einer möglichen Nidation oder Implantation aufgelockert und gleichzeitig vaskularisiert. In der zweiten Schicht liegen die mündungsnahen Abschnitte der Uterindrüsen, zwischen denen das Stroma recht breite Gefäßstraßen bildet. In diesen wandeln sich unter Progesteronwirkung die Fibrocyten zu Praedecidualzellen um. In der dritten Zone finden sich die aktiven Drüsenabschnitte, die sich in der praegraviden Phase stark torquieren und ihr leicht visköses und lipoidhaltiges Sekret intraglandulär anhäufen. Dadurch wird das Stroma zu schmalen Septen zusammengedrängt. Zone II und III entsprechen der alten Functionalis. Die tiefste Schicht oder Zone IV entspricht der Basalis; sie ist durch derbes Bindegewebe und die Drüsenendstücke gekennzeichnet. Diese scheiden in der follikulären Phase unter Oestrogenwirkung ein dünnflüssiges, glykogen- und mucinhaltiges Sekret ab, das vor allem zur Zeit der Ovulation abgegeben wird; möglicherweise dient es der Aktivierung der Spermien. Bei *Macaca mulatta* läuft die Zellteilung in den 4 Mucosaschichten nicht synchron ab (Bensley 1951); die dabei auftretende Kernvergrößerung kann der gesteigerten funktionellen Inanspruchnahme entsprechen (Strauss 1960). In den unter dem Einfluß des wachsenden Gelbkörpers sezernierten Stoffen des Endometriums sehen wir heute im Gegensatz zu älteren Auffassungen Nähr- und Wirkstoffe für den sich möglicherweise implantierenden Keim und nicht mehr Degenerationsprodukte.

Während der praegraviden Phase entspannt sich durch kulissenartiges Auseinanderziehen das Myometrium in dem Maß, in dem sich das Endometrium verdickt, so daß sich der Fruchthalter als Ganzes vergrößert. Recht ähnliche Verhältnisse, wie sie besonders charakteristisch für den Menschen sind, treffen wir bei den kurzschwänzigen Spitzmäusen und gewissen Desmodonditae. Die myometrale Aufweitung legt bei *Homo* die morphologische Basis des Hegar'schen Schwangerschaftszeichen. Alle diese zyklischen Veränderungen, die in der Luteinphase ablaufen, sind deutlich vom Nidations- und Implantationsstadium zu unterscheiden; sie sind, wie sich immer wieder bestätigt, wie z. B. bei Microchiroptera und *Oryctolagus*, bei den Mammalia prinzipiell gleich.

Da zwischen Eintritt des Keimes in den Uterus und seiner Anheftung bzw. Einpflanzung bei allen Säugern stets eine gewisse Zeit, je nach Species verschieden lange Zeit verstreicht, beim Mensch z. B. 3 Tage, sind gegenüber den praegraviden Veränderungen die praeimplantativen Anpassungen des Uterus abzugrenzen; sie sind nach eingetretener Befruchtung und nach Untersuchungen an Microchiroptera, *Oryctolagus* und Tenrecidae (Feremutsch 1948; Gopalakrishna 1949; Parry 1950) bei den Mammalia bei artspezifischen Unterschieden etwa gleich. Die Keime lösen durch ihre Enzyme und ihren Stoffwechsel die mütterliche Re-

aktion aus (Yoshinaga 1976), wofür die Anwesenheit des oder der Keime verantwortlich ist. Sie stellt sich ein, bevor es zum geweblichen Kontakt zwischen Keim und Schleimhaut kommt. Die praeimplantativen Erscheinungen sind dadurch charakterisiert, daß sie z. B. als Taschenbildungen des Epithels oder als subepitheliale Stromaverdichtungen und anderes mehr auftreten. Sie lassen sich nicht auf nur matern-hormonalem Weg zustande gekommen erklären, weil sie an die Anwesenheit eines Keimlings in utero gebunden und möglicherweise von dessen biochemischem Zustand abhängig sind.

Grundsätzlich sind, bevor es zur Nidation und Implantation kommt, auch die ersten Entwicklungsvorgänge bei fast allen Eutheria gleich. Diese Schritte bedeuten die mitotische Vermehrung der ursprünglich zweizelligen Zygote zu einem aus vielen Zellen, den Blastomeren, bestehenden Keim, der Morula, die sich durch Zusammenfluß interzellulärer Hohlräume zur Blastocyste differenziert. An dieser Keimblase sind schon früh zwei Zellarten zu erkennen: a. eine periphere, aus kubischen oder platten Zellen, dem Trophoblasten, bestehende Lage, welche die Keimblasenhöhle umhüllt; b. eine innere und kleinere, zunächst weniger differenzierte Zellanhäufung, dem prospektiven Embryoblast. Dieser ist an der inneren Oberfläche des Embryonalpoles der Keimblase mit dem Trophoblasten, dem Nährblatt, verbunden. Noch vor der Einbettung setzt bei den meisten Säugetieren an der inneren Zellmasse eine Differenzierung ihrer Elemente ein, die schrittweise zu den Primordien der Keimblätter führt.

Wenn der lebensfähige und noch kaum differenzierte Rattenkeim unimplantiert in der Uteruslichtung zu finden ist, befindet er sich im sog. *neutralen Entwicklungsstadium,* mit dem er schon eine deciduale Reaktion auslösen kann. Dies setzt allerdings voraus, daß der Fruchthalter auf die Keimanwesenheit reagiert, was auch durch eine kräftige elektrische Stimulation ausgelöst werden kann (Krehbiel 1941). Gelangen die Keime erst am 4. oder 5. Trächtigkeitstag in den Fruchthalter, implantieren sie sich unverzüglich; das setzt eine entsprechende Bereitschaft des Uterus voraus, weshalb diese Phase *uterines Aufnahmestadium* genannt wird. Zu dieser Zeit befindet sich der Uterus in der unter Progesteroneinfluß stehenden Luteinphase. Damit in dieser Phase die Keimeinnistung einsetzen kann, ist eine zeitlich genaue Oestrogen-Abgabe erforderlich. Dies trifft bei der Ratte in den letzten Stunden des 4. Schwangerschaftstages zu, womit die endometrale Reaktionsbereitschaft zur Keimannahme geschaffen ist. Entspricht zu dieser Zeit der erforderliche Progesteronspiegel nicht dem für die Einbettung erforderlichen Oestrogen-Niveau oder setzt die Oestrogen-Inkretion zu spät ein, erfolgt keine Implantation. Wird jedoch innert der nächsten 24 Stunden der für die Nidation notwendige Spiegel der ovariellen Steroidhormone erreicht, ist das Endometrium noch entsprechend stimuliert und die Einnistung kann beginnen. Nach Ablauf von weiteren 12 Stunden ändert sich allerdings die hormonale Situation, wodurch der Uterus ins *nichtaufnahmefähige Stadium* übertritt. In dieser Phase erfolgt weder eine Implantation, noch kommt es zu einer Decidualisierung und die Keime degenerieren (Psychoyos 1966). Daraus wird klar ersichtlich, daß es bei *Rattus rattus* für das Zustandekommen der Implantation der „harmonisch synchronisierten" Wirkung von Oestrogen und Progesteron bedarf, wie das schon Bloch (1959) zeigen konnte und kürzlich Boshier (1979) bekräftigte. Für den weiteren Ablauf der Implantation ist nur noch Progesteron erforderlich, wobei möglicherweise Vitamin B12 mitspielt (Lutwak-Mann 1959). Während der verzögerten Implantation von *Mus musculus* ist die CO_2-Produktion der Blastocysten gegenüber sich zur gewohnten Zeit einpflanzenden Keimen herabgesetzt. Dieser Unterschied des embryonalen Stoffumsatzes wird auf den in dieser Phase nicht harmonisch synchronisierten Oestrogen- und Progesterongehalt, worauf auch die reduzierte Proteinsynthese basiert, zurückgeführt (Psychoyos 1967; Torbit und Weitlauf 1974; Weitlauf 1973, 1974). Vermutlich bestehen bei den verschiedenen Species keine grundsätzlichen Unterschiede der endokrinen Bedingungen der Einnistung und Einbettung, sondern nur Differenzen der gegenseitigen Proportionen der Steroidhormone (Bloch 1959). Die Implantation hängt somit bei Maus und Ratte von der kritischen Zeit der embryonalen und endome-

tralen Entwicklung ab; dabei kann der implantationsreife Keim für geraume Zeit auch auf die entsprechende Aufnahmebereitschaft des Endometriums warten, weil er sich in einem Uterus nicht einpflanzen kann, der das Aufnahmestadium noch nicht erreicht oder schon passiert hat (Biggers 1976; Buchanan 1969). Das uterine Aufnahmestadium ist histologisch mit der Pontaminblau-Reaktion nachweisbar, die eine verstärkte Permeabilität der endometralen Kapillaren anzeigt (Psychoyos 1960). Zur Einleitung der Implantation wird nach Versuchen mit praeimplantativen Ratten-Blastocysten vermutet, daß die meisten Säugerkeimblasen, wie z. B. *Mesocricetus auratus,* zur Steroidgenese fähig sind (Dickmann und Dey 1974). Die hormonalen Voraussetzungen der Praeimplantationsphase können so heute als wohlfundiert angesehen werden (McLaren 1970).

Da, wie schon angedeutet, das implantative Geschehen nicht in kürzester Frist abläuft, hat es sich, um den Ablauf der Praeimplantation aufgrund von Untersuchungen an Fledermaus, Frettchen, Gürteltier, Kaninchen, Mausmaki, Ratte und Rind in ein *Transport-, Vorkontakt-* (preattachment stage), *Appositions-* (early attachment stage) und *Adhäsionsstadium* (late attachment stage) zu unterteilen. Den praeimplantativen Phasen folgt bei der Entwicklung einer syndesmo-, endothelio- und haemochorialen Placenta des *Invasionsstadium* (Böving 1965; Leiser 1975; Tachi et al. 1976), mit dem erst die Implantation beginnt. Im Appositions- und Adhäsionsstadium kommt es nur zu einer Anlagerung des Trophoblasten an das uterine Epithel, d. h. zu einer einfachen Verbindung (Enders und Schlafke 1965, 1967, 1969) beider Membranen, die man jetzt mit dem Begriff ,,Nidation" von dem tiefer greifenden Prozeß der Implantation auch nomenklatorisch zu unterscheiden sucht.

Bisher wurden die Begriffe ,,Implantation" (= Einpflanzung) und ,,Nidation" (= Einnistung) unter Außerachtlassung der tatsächlichen Verhältnisse gleichbedeutend für Keimanlagerung und Keimeinbettung angewandt. Da sich die beiden Vorgänge in ihrem Resultat nicht entsprechen, d. h. der Trophoblast sich bei der epitheliochorialen Placentation, ohne es zu durchsetzen, nur mit dem uterinen Epithel verbindet, ist es angezeigt, den Ausdruck Nidation für die verschiedenen Formen der Keimanlagerung zu verwenden und den Ausdruck Implantation für das tatsächliche Geschehen der Einbettung, d. h. für den durch die Invasion erreichten Zustand zu gebrauchen (Lee et al. 1977).

Das Vorkontaktstadium ist gerade beim Rind, das eine epithelio- (syndesmo-) choriale Placenta aufbaut (Mossman 1937), dadurch charakterisiert, daß der Trophoblast noch keine Verbindung mit dem Uterusepithel aufgenommen hat. In den Karunkeln und den interkarunkulären Arealen ist zu dieser Zeit apikal alkalische Phosphatase nachzuweisen (Leiser und Wille 1975 a). Im Appositionsstadium verbindet sich der Trophoblast derart mit dem uterinen Epithel, daß er sich im Laufe der weiteren Entwicklung normalerweise nicht mehr verschieben kann. Mikrozotten des Uterusepithels bilden dabei die ersten punktförmigen Kontaktstellen mit dem Trophoblasten. Im vorgerückten Appositionsstadium kommt es zu vermehrter Berührung, indem sich die Zellmembranen beider Epithelien über längere Strekken flach aneinanderlegen; dabei breitet sich ein beide deutlich verbindender Niederschlag von alkalischer Phosphatase aus (Leiser und Wille 1975 a). Die in dieser Phase vorwachsenden Cytoplasmaprotrusionen sind auch am menschlichen Syntrophoblasten zu beobachten. Am Rindertrophoblasten erscheinen in diesem Stadium zunehmend morphologische Veränderungen, die im Dienst des feto-maternen Stoffaustausches stehen, worauf auf sauere Phosphatase positiv reagierende Golgi-Bläschen, Lysosomen und Sekretgranula hinweisen. Dies ist als Entwicklungsbeginn der Histotrophe zu deuten, der gegen Ende dieser Phase durch Zellzerfall die Bildung von Uterinmilch folgt. Der Nachweis von sauerer Phosphatase in den Trophoblastriesenzellen spricht für sekretorische Vorgänge in diesem Epithel (Leiser und Wille 1975 b). Im Adhäsionsstadium ist dann die Verbindung zwischen maternem und fetalem Epithel infolge der Interdigitation beider Gewebe so eng, daß eine Lösung nicht mehr möglich ist. Die in diesem Stadium ablaufende Weiterentwicklung der beiden benachbarten Epithelien und der dazwischenliegenden Kontaktzone bedeutet generell das Ende der Nidation, worauf erst mit dem Invasionsstadium die Implantation einsetzt.

Die Stadienfolge der Praeimplantation läßt sich auch bei der Hauskatze, die eine endotheliochoriale Placenta entwickelt, verfolgen (LEISER 1979). Bei ihr beginnt die Vorbereitung der Implantation $12^1/_2$ Tage post coitum mit einer Vorkontaktphase, in der es am Trophoblasten zu feinstrukturellen Sekretionserscheinungen kommt. Das Uterusepithel resorbiert zunächst; erst nach einer gewissen Umwandlung kommt es wie am Drüsenepithel auch bei ihm zur Sekretion. Im initialen Appositionsstadium heftet sich der Keim am Endometrium an. Der jetzt deutlich resorptive Trophoblast kontaktiert nun mikrovillifrei das interglanduläre Bindegewebe. Während der folgenden Adhäsionsphase bilden sich zusätzliche Verbindungen zwischen dem jetzt stark proliferierenden Trophoblasten und dem symplasmatisch veränderten Uterusepithel aus, das mit der am 14. Tag p. c. einsetzenden Invasionsphase völlig abgebaut wird. Infolge dieser Auflösung kann nun der aus dem Cytotrophoblast entstehende Syntrophoblast (AREY 1959) bis zum mütterlichen Gefäßendothel vordringen.

Beim Gebrauch der Ausdrücke Symplasma und Syncytium folge ich, obwohl zwischen beiden kein grundsätzlicher Unterschied besteht, AMOROSO (1952) und LARSEN (1970), welch letzter ausführlich die Bildung der mehrkernigen Zellen schildert; zur nomenklatorischen Differenzierung vom Syntrophoblasten nennen beide das gegen Ende der Keimanlagerung durch Auflösen der Zellgrenzen veränderte uterine Epithel Symplasma.

Die Einnistung des Säugerkeimes ist von dem koordinierten Zusammenspiel endokriner und humoraler Faktoren abhängig und tritt meist wenige Tage oder Wochen nach der Ovulation und Befruchtung ein. Doch kommen physiologische Ausnahmen von dieser „Regel" vor, die *verzögerte Implantation* oder delayed implantation oder Keimruhe genannt werden. Die verzögerte Implantation wurde bereits 1651 erstmals von WILLIAM HARVEY beobachtet. 200 Jahre später interessierte sich der berühmte Embryologe THEODOR BISCHOFF (1854) und um die letzte Jahrhundertwende der Biologe RETZIUS eingehend für dieses damals überraschende Phänomen. Die verzögerte Implantation führt zur sog. verlängerten Tragzeit, die bei Bären, Equiden, Marderarten, Marsupialiern (*Megaleia rufa, Protemnodon eugenii, Setonix brachyurus*), fast allen Robben, dem Gürteltier, dem Reh u. a. mehr vorkommt. Beim Reh z. B. erfolgt die Begattung gewöhnlich im Juli oder August, die Implantation jedoch erst im Dezember. Der Dachs wird ebenfalls im Hochsommer gedeckt, doch bleibt die Blastocyste bis zum Januar frei im Uterus liegen. Zwei Brunftzeiten dagegen hat der Hermelin: wird er im Spätwinter begattet, so trägt er zwei Monate, erfolgt der Deckakt im Sommer, dauert die Schwangerschaft 8–9 Monate, wovon 6–7 Monate auf die Entwicklungsruhe fallen.

Ursprünglich sah man die Verzögerung der Einnistung nur in einer ungenügenden Funktion des Corpus luteum, da es während dieser Vorkontaktphase des Praeimplantationsstadiums kleinzellig und gefäßarm bleibt. Die Zufuhr hoher Progesterondosen beeinflußte jedoch die verzögerte Implantation nicht. Deshalb nahm WIMSATT (1975) an, daß die Kontrolle der verzögerten Implantation auf der nicht übereinstimmenden Aktivität von Oestrogen und Progesteron beruht, wobei jedoch die Reaktion von Blastocyste und Uterus nicht bei allen Species gleich sein muß. Bei *Dasypus novemcinctus* enthält die Hypophyse während der verzögerten Implantationsphase deutlich mehr LH als diejenige der Tiere, die nicht ovuliert haben, d. h. kein Corpus luteum besitzen. Dieser Befund steht zu der Tatsache in Widerspruch, daß bei der Maus mit induzierter verzögerter Implantation ein reduzierter LH-Gehalt nachgewiesen ist. Dies beruht möglicherweise darauf, daß bei *Mus musculus* infolge der Gelbkörper-Aktivität mehr LH in der Hirnanhangsdrüse zurückgehalten wird als beim Gürteltier (LABHSETWAR und ENDERS 1969). Bei den Equiden fällt die Implantation mit einem neuen Oestrogengipfel zusammen; auch bei der Kuh kommt es im Adhäsionsstadium zu einem leichten Oestrus, wie das auch für *Arctocephalus pusillus* nachgewiesen ist (RAND 1955). Daraus dürfen wir folgern, daß die Neben- oder Scheinbrunft bei Tieren mit verlängerter Tragzeit die zur Implantation erforderliche „harmonische Synchronisation" von Oestrogen und Progesteron bewirkt. Während der bei der Ratte induzierten verzögerten Implantation kommt es zur Ausbildung eines dicken uterinen Teppichs epithelialer Mikro-

zotten, die eine ähnliche Aufgabe wie die von Leiser und Wille (1975 b) beschriebenen Protrusionen haben dürften und sich unter Progesteroneinfluß entwickeln. Unter der freien Oberfläche finden sich zahlreiche Mitochondrien und Vesiculae für die Pinocytose. Obwohl die Drüsenlumina von PAS-positivem Material erfüllt sind, fehlen Anzeichen einer Drüsenaktivität (Psychoyos und Mandon 1971; Warren und Enders 1964).

Versuchsergebnisse mit Rattenblastocysten machen es wahrscheinlich, daß der bei verzögerter Implantation ,,ruhende Uterus" transferierte ,,aktive Blastocysten" ins Ruhestadium versetzt, während der ,,aktive Uterus" ,,ruhende Blastocysten" aktiviert und den Trophoblasten zur Einbettung stimuliert. Diese Ansicht stützt auch die Auffassung, daß bei *Rattus rattus* die Reife des Trophoblasten Voraussetzung für die Lösung der Membrana pellucida ist, die primär sowohl am embryonalen als auch am abembryonalen Pol abgestoßen werden kann (Dickmann 1968; Dickmann und de Feo 1967).

Ein Keim, d.h. ein vitaler Organismus, ist jedoch nicht unbedingt zur Auslösung der praeimplantativen Reaktion erforderlich; eine der spezifischen Keimgröße entsprechende Glas- oder Kunststoffperle kann die gleichen Veränderungen auslösen. Es dürfte wahrscheinlich auch der mechanische Reiz eine wesentliche Rolle spielen (McLaren 1970). Ein solcher Fremdkörper löst in der praegraviden und reaktionsbereiten Schleimhaut die Bildung einer ,,Placenta materna" aus, die in Bezug auf die geweblichen Veränderungen und den Aufbau des Gefäßnetzes weitgehend einer decidualen Reaktion gleicht. Die deciduale Reaktion darf heute eher als Abwehr- denn als Empfangseinrichtung angesehen werden (Fridhandler 1968): so konnte z.B. Glenister (1961) *Oryctolagus*-Blastocysten ohne deciduale Reaktion im umgekehrten Endometrium zum Anheften bringen. Die Decidualisierung ist an eine Reihe von Vorgängen gebunden, die bei der zyklierenden Ratte mit der zur Zellteilung führenden Oestrogenwirkung einsetzt. So kommt es zur Bildung der Praedecidualzellen, die im Praegravidum ohne sich weiter zu teilen, Desoxyribonukleinsäure synthetisieren. Der Reiz zur Bildung der primären Deciduazellen soll durch Histamin geschehen. Ausgedehnte Untersuchungen (Böving 1964), die allerdings nicht unwidersprochen blieben, lassen annehmen, daß Histamin dabei als Wegbereiter oder Auslöser des Reaktionssystems mit im Spiele sein könnte. Die Histaminabgabe soll durch das Wechselspiel der Blastocyste mit dem Endometrium ausgelöst werden (Shelesnyak et al. 1970). Der endometralen Antwort wegen werden jene artifiziell ausgelösten Bildungen auch ,,Deciduome" genannt, die später mit Blutaustritt abgestoßen werden. Daraus darf man schließen, daß der bei der Implantation von Nagern gelegentlich auftretende Blutaustritt bis zu einem gewissen Grad ein vom decidual veränderten Endometrium selbständig gesteuerter Mechanismus ist und zur Auslösung nicht unbedingt des Trophoblasten bedarf. In der Bildung von Deciduomen bestehen allerdings gewisse artspezifische Unterschiede, wie z.B. bei der Ratte und dem Meerschweinchen (Blandau 1949): sie können auf einer entsprechenden Differenz der Reaktionsfähigkeit des Endometriums beruhen (Strauss 1944). Sobald bei *Homo sapiens* der Höhepunkt der Luteinphase überschritten ist, setzen etwa um den 24. Zyklustag mit und ohne Gravidität im Uterus gewisse, noch heute als Rückbildungsvorgänge gedeutete Vorgänge ein. Dabei erfolgt trotz Implantation um die Zeit der ersten ausbleibenden Menstruation nicht selten ein kurzer, als Implantationsblutung bezeichneter Blutaustritt. Ob die erwähnten regressiven Veränderungen jedoch nur eine Bedeutung für die ohne Einbettung in etwa 3–4 Tagen zu erwartende mensuelle Blutung haben oder ob sie im Fall einer Nidation nicht auch wesentlich für den Fortgang der Keimhaftung und ersten Keimernährung sind, erscheint mir nicht ausgeschlossen.

Trotz einer gewissen Einheitlichkeit der Decidualisierung und Implantation bestehen bei den verschiedenen Säugergruppen beachtliche Unterschiede, die von den daran beteiligten zellulären Elementen mit ihren spezifischen Kennzeichen und ihrem cytoplasmatischen Verhalten ausgehen. Darauf könnten die Zeitdifferenzen zwischen Ovulation und Nidation/Implantation beruhen, die bei *Homo* und den Rodentia etwa 6 Tage, bei den Carnivora ca. 2 Wochen und bei den Tieren mit verzögerter Implantation 2–10 Monate (Biggers 1976)

betragen, wobei noch keine Verteilung der Blastocysten stattgefunden hat (HARRISON und NEAL 1959). Trotz der noch nicht erfolgten Kontaktaufnahme mit dem Endometrium nehmen beim Dachs die Blastocysten an Größe zu (MAYER 1959). Diese praeimplantative Volumenzunahme des Keimes kann sich sowohl auf die Protein- (oder Glykoprotein-) Passage als auch auf die Phosphataufnahme, wie sie beim Kaninchen mit der noch vorhandenen Membrana pellucida nachgewiesen ist (HASTINGS 1974; HASTINGS und ENDERS 1974; LUTWAK-MANN 1959), zurückzuführen sein. MÜLLER (1964) konnte zeigen, daß an der diploid gewordenen Zygote von *Rattus rattus* verstärkte Stoffwechselvorgänge einsetzen, die z. Zt. der Einbettung an Embryo- und Trophoblast zu einem erhöhten Proteinumsatz führen. Dabei ist in dieser Phase der Eiweißumsatz doppelt so hoch wie in den peripheren Deciduazellen. Als Nährstoff der Mausembryonen während der Praeimplantationsphase ist auch an Glukose zu denken, die im 8-Zellenstadium als einzige Energiequelle dient und entsprechend auch oxidiert wird (BRINSTER 1967). Nach bisher vorliegenden Ergebnissen sieht es so aus, als bestünde innerhalb bestimmter Grenzen eine biochemische, entwicklungsmäßige und morphologische Ähnlichkeit zwischen den Praeimplantationsstadien der Eutheria. Für seine Entwicklung, bei der es unter Enzymeinfluß zur Glykoprotein- und Nukleinsäure-Synthese kommt, bedarf der Keim sowohl der Aminosäure als auch der Energie, wofür ihm Pyruvat aus dem *Krebs*zyklus als Lieferant dienen dürfte. Weiter sind Calcium, Kalium, Magnesium und Phosphat erforderlich. Diese aus dem Endometrium kommenden Nähr- und Wirkstoffe hängen weitgehend von den mütterlichen Hormonspiegeln ab (BEIER et al. 1970; BRINSTER 1970). Dennoch wird bei der verzögerten Implantation der Maus an einen Nährstoffübergang vom Endometrium auf die Blastocyste, vor allem von Protein (BRINSTER 1971), gedacht, der über endometrale Protrusionen, die mit dem nachgiebigeren Trophoblast in Kontakt sind, erfolgt (BERGSTRÖM und NILSSON 1973). Trotzdem ist bei allen diesen Hypothesen eine gewisse Vorsicht geboten, da noch keine genügenden Techniken zur Verfügung stehen, um Säugerembryonen in situ zu untersuchen (BIGGERS 1971). Die artspezifische Implantation ist außerdem neben der endometralen Bereitschaft von Größe und Entwicklungsgrad des Keimes bei seinem Eintreffen im Uterus abhängig. Ferner übt die intrauterine topographische Situation des prospektiven Einbettungsortes wie bei *Elephantulus* (VAN DER HORST und GILLMAN 1942 b), *Macaca mulatta* (HARTMAN 1939) und *Mesocricetus auratus* (FISCHER 1966) eine wesentliche Rolle aus. Weiter ist an die relativ gleichmäßige, bisher noch ungenügend geklärte Verteilung der Blastocysten wie bei *Oryctolagus* und anderen mehrfrüchtigen Säugern zu denken. Bei den Wiederkäuern sind Verteilung und Implantationsstelle dagegen schon durch Karunkeln deutlich vorbestimmt (ECKSTEIN et al. 1959).

Die endometrale Reaktionsbereitschaft allein disponiert jedoch noch nicht zur Festsetzung eines nidationsreifen Keimes. Bei den bisher darauf untersuchten Säugern beobachten wir eine gewisse Regelmäßigkeit der topographischen Lage des Nidations- und Implantationsfeldes. So erfolgt die Einbettung der menschlichen Keimblase vorzugsweise in der dorsalen Gebärmutterwand, während sie bei anderen Mammalia stets in einer ganz bestimmten Orientierung zum Mesenterialansatz stattfindet. Wir unterscheiden deshalb nach der Lage der Implantationsstelle im zweihörnigen Uterus

1. eine antimesometrale Lage bei zahlreichen Kerfejägern, den meisten Rodentia und vielen Fledermäusen;
2. eine mesometrale Lage des ersten Implantationsfeldes bei den zu den Insectivora gehörenden Macrosceledidae, bei den Megachiroptera und bei *Tarsius* sowie
3. die orthomesometrale (= laterale) Position bei den madagassischen Borstenigeln, bei den höheren Affen und bei *Homo sapiens.* Hier sind auch die Halbaffen Loris, *Microcebus murinus* und *Nycticebus* einzureihen, die den einfachsten Anlagerungsvorgang einer Primatenblastocyste besitzen (LUCKETT 1974). Aufgrund der Bildung des Uterus simplex der Hominoidea aus einem Uterus bicornis ist bei diesen von einer orthomesometralen Implantation zu sprechen.

Die Bedeutung dieser spezifischen Orientierung ergibt sich aus dem Zusammenspiel des bio-

chemischen Gefälles zwischen Blastocyste und dem maternen Nidations-/Implantationsareal. Aus der relativen Lage von Keimscheibe und Implantationsbezirk können wir auf den Implantationspol der Keimblase schließen und damit das Aktivitätszentrum des Trophoblasten bestimmen (Mossman 1971). Außerdem steht die Orientierung der Blastocyste zur medianen Sagittalebene des Fruchtträgers in Beziehung zur Entwicklung der Eihäute (Mossman 1971).

Bei den Ruminantia gibt die Stelle des Nabelschnuransatzes an der epitheliochorialen Placenta indirekt das begrenzte uterine Segment an, an dem die Blastocysten-Anlagerung stattgefunden hat. Deshalb hat diese Stelle auch Bedeutung als praesumptives, mesometral gelegenes Nidationsareal. Die Wiederkäuer haben, wie das bei zahlreichen Bovidae und Cervidae festgestellt wurde, gewöhnlich nur einen Fetus pro Uterushorn, wobei der placentare Ansatz des Nabelstranges konstant in der ungefähren Mitte zwischen Os internum cervicis und Tubenmündung sitzt (Lee et al. 1977).

Die Kenntnis von Bau und Orientierung des Nabelschnuransatzes an der Chorioallantoisplacenta ermöglicht es, retrospektiv mit einiger Sicherheit Nidationsort und spezifische Orientierung der Keimscheibe zum Uterus anzugeben. Damit erscheint es höchstwahrscheinlich, daß die Keimscheibe der Unpaarhufer antimesometral orientiert ist und die erste Anlagerung ihrer Blastocyste zentral-mesometral geschieht (Mossman 1971).

Einige Mammalia incl. einzelner afrikanischer Antilopen ovulieren wohl beidseits, jedoch findet die Einbettung bei *Rhynchotragus kirkii, Adenota kob, Aepyceros melampus, Sylvicapra grimmia, Kobus leche, Kobus defassa, Muntiacus muntjac* und *Muntiacus reevesi* regelmäßig rechts statt, so daß die links ovulierten Eier durch das linke in das rechte Horn wandern müssen; dies zeigt an, daß das linke Uterushorn keine praeimplantativen Veränderungen erfährt (Lee et al. 1977).

Hier ist außerdem nachdrücklich festzuhalten, daß die intrauterine Lage des Embryonalknotens ebenfalls gruppenspezifisch festliegt. So ist bei den meisten Nagern die Keimscheibe stets mesometral orientiert, während sie bei vielen Insektenfressern und vielen Microchiroptera antimesometral sieht; orthomesometral liegt sie bei einigen Insectivora, bei *Molossus* unter den Microchiropetra und beim Lemur Mausmaki (Mossman 1971).

Bei Säugetieren wie dem Kaninchen, der Katze, der Maus, der Ratte, dem Schwein u. a., die bei einer Trächtigkeit gleichzeitig mehrere Keime zur Entwicklung bringen, werden die einzelnen Keimblasen ungefähr gleichmäßig auf beide Uterushörner verteilt. Dabei wird auch ein bestimmter Abstand zwischen den einzelnen Früchten im langen Uterushorn eingehalten, wofür das Myometrium verantwortlich gemacht wird (Böving 1965; McLaren und Michie 1959). In älteren Untersuchungen wurde die Frage nach einer besonderen Lage des Nidationsareales gar nicht gestellt. Man vermutete zufällige Einflüsse, bis die einigermaßen gleichmäßige Verteilung der Keimblasen auf je ein Uterushorn bei Kaninchen und Ratte auffiel. Die Positionen der Blastocysten im Fruchthalter hängen von der Zahl der Keimblasen ab. Sobald die Blastocysten einen bestimmten Durchmesser erreicht haben, dürften sie eine mechanische Dehnung der unter Progesteroneinfluß stehenden Uterusmuskulatur ausüben und dadurch Kontraktionswellen auslösen. Haben anschließend die Keimblasen bei ihrem ebenfalls durch Progesteron gesteuerten Wachstum eine artspezifisch bestimmte Größe erreicht, löst jeder Keim am Fruchthalter Pendelwellen aus. Diese bewegen die Blastocysten so lange gegenseitig hin und her, bis alle etwa gleichweit voneinander entfernt sind, d. h. bis sich die von zwei benachbarten Keimen induzierten Muskelkräfte die Waage halten; dieses Gleichgewicht darf jedoch nicht durch Oestrogeneinfluß gestört werden. Anschließend bildet der Fruchtträger über der Blastocyste eine halbkugelige Vorwölbung, in der jene durch Züge der uterinen Muskulatur, die sich bei der Entwicklung der Eikammer herausmodelliert haben, festgehalten wird (Böving 1954, 1956). Auch bei dem einfrüchtigen roten Känguruh (*Megaleia rufa*), einem Marsupialier, wird zu einer Zeit, in der noch keine Progesteronabgabe stattfindet, so etwas wie ,,Distanz" eingehalten: die nur aus Trophoblast und Protoderm bestehende Blastula bleibt vor dem Einsetzen der Nidation während 200 Tagen im un-

teren Uterusdrittel liegen (SHARMAN 1965). Dabei sind Hemmung und Wiederaufnahme ihrer Entwicklung im Gegensatz zu älteren Ansichten (AMOROSO 1959) weder direkt von der Anwesenheit eines Jungen im Beutel, noch von der Milchmenge abhängig, sondern von der fehlenden bzw. vorhandenen Berührung mit dem Endometrium (SHARMAN 1963).

Worauf ist diese Konstanz der Position des Nidationsbezirkes zurückzuführen? Für den Menschen kann sie mit der speziellen Gefäßanordnung in der Uteruswand in Beziehung gebracht werden, wobei sowohl die praeimplantativen als auch die postpartalen Gefäßveränderungen und ihre Folgen als materne Vorbereitungshandlungen für eine eventuell eintretende Nidation anzusehen sind. Aus Untersuchungen an Insektenfressern und Beobachtungen an menschlichen Uteri wissen wir, daß Veränderungen im Sinn einer postpartalen Gefäßsklerose an den mütterlichen Gefäßen nach Ablauf einer Gravidität nicht völlig zurückgebildet werden. Dadurch ist die Blutversorgung des alten Placentarbezirkes für eine neue Implantation ungenügend, so daß die neue Einpflanzungsstelle gegenüber der alten jeweils etwas verschoben wird (STRAUSS 1960).

Bei *Elephantulus,* der afrikanischen Elefantenspitzmaus, einem Insectivor, erfolgt die Einnistung im Bereich der menstruierenden Schleimhaut, was auf einen schmalen Menstruationspolypen beschränkt ist. In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, daß zwischen Menstruation und Nidation/Implantation nahe Beziehungen bestehen müssen (STRAUSS 1944, 1967).

Nach der kurzen Betrachtung der im Uterus für Nidation und Implantation ablaufenden präparativen Veränderungen müssen wir jetzt auch einen Blick auf den zu implantierenden Keim werfen. Das vorwiegend in der Ampulla tubae befruchtete Säugetier-Ei kommt in einem späten Blastula- oder Morula-Stadium oder als Blastocyste in den Uterus, wobei das Keimalter je nach Tierart etwas verschieden ist. Wesentliche Altersunterschiede sind jedenfalls nicht vorhanden. Das für die Anlagerung und Einpflanzung des Keimes aktive Organ ist der nicht aus dem Embryoblast stammende Trophoblast. Dieser kann jedoch seine Tätigkeit nicht entfalten, solange die Keimblase noch von der Membrana pellucida umschlossen ist. Vor der Nidation muß diese aus neutralen bis leicht saueren Mucoproteinen bestehende Hülle erst noch fallen, was offenbar auf zweierlei Wegen geschehen kann. Während der Entwicklung zur Keimblase ist die Membrana pellucida verdünnt worden. Bei Nagetieren wird durch Verschiebung des pH der uterinen Flüssigkeit die Viscosität herabgesetzt (PINCUS 1936), worauf sie durch mütterliche Einflüsse aufgelöst oder wie beim Meerschweinchen durch wachsenden Binnendruck gesprengt wird (BLANDAU 1949). Neuere Untersuchungen (KIRCHNER 1972, 1973; KIRCHNER et al. 1971; KIRCHNER und MOOTZ 1974) machen es wahrscheinlich, daß die Lösung der Membrana pellucida des Kaninchens durch die uterine Proteaseaktivität erfolgt, wofür auch hier eine Art harmonischer Synchronisation zwischen Blastocyste und Protease nötig ist. Erst anschließend kann durch amöboide Beweglichkeit des Trophoblasten der Keim aus der Restumhüllung ausschlüpfen. Doch bestehen auch hier erhebliche Artunterschiede. Die Auflösung der Membrana pellucida, oder was immer es ist, kann zu einem verschiedenen Zeitpunkt der Keimentwicklung erfolgen. Bei der Elefantenspitzmaus ist bereits das Vierzellenstadium in der Tube von der Membran befreit, während das späte Blastocystenstadium mit Embryonalknoten und Entoderm des Goldmulls (*Chrysochloris*) noch in utero von der Membrana pellucida umgeben ist. Durchaus ähnlich verhält sich der Keimling von *Microcebus,* bei dem ebenfalls die noch von der Membran umschlossene Blastocyste mit einem zweischichtigen, von der RAUBER'schen Deckschicht überdachten Embryonalknoten und einer einschichtigen, gut zu differenzierenden Trophoblastlage frei in utero liegt (STRAUSS 1978). Die Blastocysten des Goldhamsters werden noch mit $3^1/_2$ Tagen und die von *Cavia porcellus* mit 6 Tagen von der Membran umhüllt. Bei *Macaca mulatta* verschwindet die Membrana pellucida erst kurz vor der Anheftung am 9. Entwicklungstag. Für die menschliche Blastocyste ist der Mechanismus noch unbekannt; doch vermute ich, daß der Trophoblast dabei eine aktive Rolle spielt. Bei noch intakter Membrana pellucida ist jedenfalls weder eine nennenswerte, immerhin notwendige Nährstoffaufnahme

noch ein wesentliches Wachstum möglich. Am 4. und 5. Tag einer normalen Trächtigkeit bzw. am 7. bei verzögerter Implantation besitzt die Oberfläche sowohl der Blastocyste als auch die des Uterusepithels bei *Mus musculus* einen Glycoproteinüberzug. Die Bedeckung der uterinen Oberfläche ist dabei dicker als diejenige des Keimlings. Zur Kontaktaufnahme Blastocyste – Uterusepithel dürfte es primär zu einer Reduktion des uterinen Überzuges kommen (Enders und Schlafke 1974). Das Auftreten von Tubargraviditäten bei der Frau könnte eventuell auf einem vorzeitigen Auflösen der Membran beruhen.

Erst nach dem Verschwinden der Membrana pellucida beginnen die engen embryo-endometralen Beziehungen, die vom speziellen Nidations- oder Implantationsmodus und der anschließenden, arteigenen Placentation abhängen. Nur die teilweise oder ganz von ihrer Membran befreite Blastocyste ist nidations- bzw. implantationsbereit. Jetzt kann das komplizierte Wechselspiel mütterlicher und kindlicher Kräfte zur Einnistung führen oder, wie bei der Rinderblastocyste, ohne sofort einsetzende Nidation ein rapides Keimblasenwachstum auslösen. Zur Vergrößerung der Kontaktfläche, die der vermehrten Flüssigkeitsaufnahme dient, lagert sich die Boviden-Blastocyste als Sphäroid an. Für die Größenzunahme von Nerz-Blastocysten infolge Flüssigkeitsaufnahme während der verzögerten Implantation dürften Oestrogen und Ergosterol (Vit. D) verantwortlich sein (Daniel 1967).

Bei der Vorbereitung der Einbettung bei der Maus spielt am 5. Trächtigkeitstag die phagocytäre Aktivität eine wesentliche Rolle: der Trophoblast nimmt sowohl isolierte Zellen des uterinen Epithels auf, was der Trophoblastinvasion dienen könnte, als auch im Stroma Lymphocyten oder Granulocyten. Diese Zellen könnten sowohl dem Blastocysten-Metabolismus als auch der immunologischen Beziehung Mutter – Kind dienen (Mulnard 1970). Immunbiologische Mechanismen sind jedoch bis heute weder eindeutig erkannt noch sicher auszuschließen (Kirby 1970).

Die antimesometrale und abembryonale Implantation ist beim Kaninchen eingehend untersucht und hypothetisch abgeklärt (Böving 1954). Jedoch sind diese Resultate bisher nur an einer Tierart gewonnen, so daß wir uns hüten sollten, die Ergebnisse vorschnell zu verallgemeinern. Bei *Oryctolagus* besteht die Blastocystenhülle aus mehreren Schichten, die primär die Membrana pellucida, dann das aus stark saueren Mucopolysacchariden vom Tubenepithel um den Keim gelegte Mucolemm und schließlich das vom Uterussekret gebildete Gloiolemm (= Haftschicht) sind. Die äußerste Schicht, das Gloiolemm, besorgt die Nidation, d. h. das Ankleben: bei einem alkalischen Milieu der Keimblase von etwa pH 9 verklebt der abembryonale Pol mit dem Uterusepithel. Die Dreischichtigkeit erinnert an die 3 das große *Didelphis*-Ei umgebenden Membranen, von denen die äußere als Homologon der Schale bei Eier legenden Wirbeltieren betrachtet wird (Mossman 1974). In dieser Phase ist die Blastocystenflüssigkeit durch einen hohen Gehalt an Bicarbonat charakterisiert, das aus dem tubalen und uterinen Sekret, die beide ebenfalls hohe Bicarbonatspiegel besitzen, stammen könnte (Fridhandler 1968). Bei der Kaninchenkeimblase geht von der abembryonalen Hemisphäre eine deutliche und streng lokalisierte alkalische Reaktion aus, während die uterine Wasserstoffionenkonzentration im Stadium des Anklebens nur 7.5 beträgt. Der Träger dieser topographisch lokalisierten Reaktion dürfte Calciumcarbonat sein. Daneben spielen neben dem Bicarbonat auch noch Hydroxylionen mit, während gleichzeitig im Uterus Carboanhydrase nachzuweisen ist. Das Zusammenspiel all dieser Faktoren dürfte für das Ankleben verantwortlich sein, wobei es auch zum Aufweichen von Gloio- und Mucolemm kommt. Infolgedessen kann jetzt der schon verdickte Trophoblast am abembryonalen Pol die Blastocystenhülle perforieren und unmittelbar über einem Blutgefäße, was auch für den menschlichen Keim typisch ist (Strauss 1967), mit dem Endometrium in direkten Kontakt kommen. Dabei dürfte der Trophoblast durch die von den Kapillaren ausgehenden und das darüber liegende Epithel passierenden chemischen „Ausstrahlungen" angelockt werden (Böving 1965). Die von der Keimblase ausstrahlende Alkalinität könnte den Zellverband des uterinen Epithels auflockern, so daß der Trophoblast interzellulär ein- und bis zum darunter gelegenen Blutgefäß vordringen kann. Bei *Mesocricetus auratus* sind bereits in der

Praeimplantationsphase lichtmikroskopisch erkennbare und von der Gefäßanordnung abhängige Unterschiede im Endometrium erkennbar, die auf einer lokalen Quellung der Gefäßendothelien beruhen. Diese Veränderungen sind in denjenigen Leistenkuppen der Schleimhaut sichtbar, die über den aus dem Stratum vasculare in die Mucosa uteri eintretenden Gefäßen liegen. Dieser Epithelreaktion folgt eine zirkumskripte Flüssigkeitseinlagerung, wodurch sich die gelockert erscheinenden Zonen gegenüber dem unveränderten Endometrium abheben und ihres Zustandes wegen als praesumptive Implantationsareale betrachtet werden. Infolge der Gewebslockerung steigt in diesen Arealen der Blutdurchfluß, wodurch es gegenüber den dichten Endometriumfeldern zu einer Streckung der prospektiven Implantationsfelder kommt (FISCHER 1966). Am Fruchtträger von *Elephantulus,* der zur Tiergruppe mit verzögerter Implantation gehört, sind die praeimplantativen Schleimhautanpassungen gut zu verfolgen. Auch hier kommt es zum Oedem, zur Bildng der Eikammer, zur Schwellung der Drüsen und zur Decidualisierung im Bereich der Eikammer (VAN DER HORST und GILLMAN 1942a). Beim Frettchen dagegen zeigt kurz vor der Keimeinpflanzung (am 12. Trächtigkeitstag) das Uterusepithel eine starke mitotische Aktivität, die auf Höhe der Drüsenhälse zum Symplasma führt. Damit setzt in Verbindung zu dem seit dem Oestrus vorhandenen PAS-positiven Material die Sekretion sauerer Mucopolysaccharide ein (GULAMHUSEIN und BECK 1973). Das der Invasion vorausgehende Ankleben gestattet möglicherweise ein alkalisches Gefälle, das einen von der Carboanhydrase induzierten Carbonattransport von der Blastocyste zum Blutgefäß veranlaßt. Vor dem Ankleben scheint das $CaCO_3$ als Alkalireserve in einem nahezu anaeroben und CO_2 produzierenden System zu wirken; die Maus-Blastocysten betreiben ihren Stoffwechsel ja auch anaerob. Der Kontakt mit dem maternen Blutgefäß schafft aerobe Bedingungen, so daß der Beginn der Implantation beim Kaninchen durch den Uebergang von anaeroben zum aeroben Zustand charakterisiert wäre. Nachdem ähnliche Beobachtungen auch für das Meerschweinchen, obwohl für es proteolytische Fermente nachgewiesen sind, sowie für Backen- und Eichhörnchen vorliegen, wäre es denkbar, daß das für *Oryctolagus* skizzierte Prinzip weitgehend Geltung haben könnte. Auch KIRBY et al. (1967) betrachten die im prospektiven Implantationsareal von Maus und Ratte verstärkte Durchblutung mit ihrem vermehrtem Sauerstoffzufluß als einen der Gründe der hier erfolgenden Anlagerung des abembryonalen Keimpoles. Sie sind ferner der Ansicht, daß sich der Embryoblast, der sich innerhalb des Trophoblasten verschieben kann, infolge der erhöhten O_2-Spannung vom Implantationspol entfernt.

Ein biochemisches und biophysikalisches Moment des Endometriums spielt, wie die Auslösung von Deciduomen zeigt, sicher eine wesentliche Rolle bei der Nidation und Implantation. Ohne Mitbeteiligung des maternen Gewebes kann es gar nicht zum artspezifischen Implantationsort kommen. Welche Stelle von der Keimblase „ausgewählt“ wird, hängt von der Zahl der implantationsbereiten Blastocysten ebenso ab wie von lokalen, maternen Faktoren, die sich sowohl im Zustand der endometralen Blutgefäße als auch in der Bereitstellung von Nähr- und Wirkstoffen über die ganze Ausdehnung der potentiellen Nidationsareale äußern.

Bei *Dasypus novemcinctus,* bei dem sich die Blastocysten verzögert implantieren ($4^1/_2$ Monate), bettet sich trotz einer vorhandenen zweiten Blastocyste nur ein Keim in einer kleinen, gegenüber dem restlichen Endometrium zunächst nicht unterscheidbaren Schleimhautbucht der Fundusspitze ein. Dafür dürfte auch hier die Gefäßbereitschaft verantwortlich sein. Im Vergleich zur sich einbettenden Keimblase des Bindengürteltieres vergrößert sich jedoch die nicht zur Implantation kommende Blastocyste außerordentlich stark. Dadurch kommt wie bei den Carnivoren und dem Kaninchen der Trophoblast sehr nahe ans uterine Epithel heran (BUCHANAN 1967), wobei die Volumenzunahme sowohl auf Flüssigkeitsaufnahme als auch auf Trophoblastwachstum beruhen dürfte.

Bei allen bisher untersuchten placentalen Mammaliern erfolgen Nidation und Implantation, sowie Orientierung der Keimblase mit dem Auflösen der Membrana pellucida und unmittelbar vor oder mit der ersten Entodermdifferenzierung. Entwicklung des Excoels, der

Amnionfalten, der Allantoisanlage, der ersten Somiten und der ersten Extremitätenknospen folgen erst der Implantation (Lee et al. 1977). Die Orientierung der Blastocyste zur medianen Sagittalebene des Fruchtträgers steht so in Beziehung zur Entwicklung der Eihäute, daß wir aus ihnen mit einiger Sicherheit auf die Orientierung der Blastocyste rückschließen können (Mossman 1971).

Zusammenfassung

Keim und Endometrium bilden ein eng gekoppeltes, wechselseitig wirksames, biologisches System, in dem beide aktiv an der Keimeinnistung (= Nidation = Anlagerung an das uterine Epithel) und Keimeinpflanzung (= Implantation = Trophoblastinvasion in das Endometrium) beteiligt sind. Der unterschiedlichen zyklischen Reaktionen wegen ist die Schleimhaut des Säugeruterus in 4 Zonen zu unterteilen. Bei funktioneller Bewertung ist die endometrale Sekretionsphase als praegravide Phase zu bezeichnen, worauf sich nach Eintritt des Keimes in den Uterus dieser praeimplantativ anpaßt. Dabei befindet sich der Keim im neutralen Entwicklungsstadium, auf das der Fruchthalter mit dem uterinen Aufnahmestadium reagiert. Dazu ist die harmonisch synchronisierte Wirkung von Oestrogen und Progesteron erforderlich. Ohne Nidation/Implantation klingt jene Situation wieder ab und der Uterus tritt in das nichtaufnahmefähige Stadium über. Die Praeimplantationsphase ist in ein Transport-, Vorkontakt-, Appositions- und Adhäsionsstadium zu unterteilen. Die verzögerte Implantation basiert bis zum Beginn der Einbettung auf der nicht vorhandenen harmonischen Synchronisation der beiden ovariellen Steroidhormone. Die endometrale Reaktionsbereitschaft zur Festsetzung des nidationsreifen Keimes ist nach Lösung der Membrana pellucida von der endometralen Gefäßdisposition und von der von dieser ausgehenden biochemischen und biophysikalischen Situation abhängig; daraus ergeben sich die artspezifische Position des Implantationsfeldes und die intrauterine Lage des Embryonalknotens.

Literatur

Amoroso, E. C. (1952): Placentation. In: Marshall's Physiology of Reproduction; 3rd ed. London: Longmans-Green. Vol. **2**, 127–311.

— (1959): Diskussionsbemerkung. In: Implantation of Ova. Ed. by P. Eckstein. Memoirs Soc. Endocrinology no. **6.** Cambridge: Cambridge University Press. 11–12.

Arey, L. B. (1959): Developmental Anatomy. Philadelphia, London: W. B. Saunders Comp., 6th ed.

Bartelmez, G. W. (1957): The form and the functions of the uterine blood vessels in the rhesus monkey. Carnegie Inst. Wash. Pub. 611, Contrib. to Embryol. **36,** 153–181.

Beier, H. M. (1976): Biochemical approach to ovum implantation. In: Implantation of the Ovum. Ed. by K. Yoshinaga, R. K. Meyer and R. O. Greep. Cambridge, Mass., London: Harvard University Press. 81–101.

Beier, H. M.; Petry, G.; Kühnel, W. (1970): Endometrial secretion and early mammalian development. In: Mammalian Reproduction. Ed. by H. Gibian and E. J. Plotz. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. 264–285.

Bensley, C. M. (1951): Cyclic fluctuations in the rate of epithelial mitosis in the endometrium of the rhesus monkey. Carnegie Inst. Wash. Pub. 592, Contrib. to Embryol. **34,** 99–144.

Bergström, S.; Nilsson, O. (1973): Various types of embryo-endometrial contacts during delay of implantation in the mouse. J. Reprod. Fert. **32,** 531–533.

Biggers, J. D. (1971): New observations on the nutrition of the mammalian ocyte and the preimplantation embryo. In: The Biology of the Blastocyst. Ed. by R. J. Blandau. Chicago and London: University of Chicago Press. 319–327.

— (1976): Methods for studying the blastocyst. In: Implantation of the Ovum. Ed. by K. Yoshinaga, R. K. Meyer and R. O. Greep. Cambridge, Mass., London: Harvard University Press. 27–42.

Bischoff, T. L. W. (1854): Entwicklungsgeschichte des Rehes. Giessen: J. Ricker'sche Buchhandlung.

Blandau, R. J. (1949): Observations on implantation of the guinea pig ovum. Anat. Rec. **103,** 19–48.

Bloch, S. (1959): Weitere Untersuchungen über die hormonalen Grundlagen der Nidation. Gynaecol. **148,** 157–174.

— (1973): Nidation induced in mice during the lactational delay by the presence of strange male. J. Endocrinol. **57,** 185–186.

Boshier, D. P. (1979): Electron microscopic studies on the endometrium of the grey seal (*Halichoerus grypus*) during its preparation for nidation. J. Anat. **128,** 721–735.

Böving, B. G. (1954): Blastocyst-uterine relationships. Sympos. Quant. Biol. Cold Spring Harbor **19,** 9–28.

— (1956): Rabbit blastocyst distribution. Am. J. Anat. **98,** 403–434.

— (1964): Das Eindringen des Trophoblasten in das Uterusepithel. Klin. Wschr. **42,** 467–475.

— (1965): Implantation. In: Fetal Homeostasis. Ed. by R. M. Wynn. New York Acad. Sci. Vol. **1,** 138–177.

Brinster, R. L. (1967): Carbon dioxide production from glucose by the preimplantation mouse embryo. Exp. Cell. Res. **47,** 271–277.
— (1970): Metabolism of the ovum between conception and nidation. In: Mammalian Reproduction. Ed. by H. Gibian and E. J. Plotz. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. 229–263.
— (1971): Mammalian embryo metabolism. In: The Biology of the Blastocyst. Ed. by R. J. Blandau. Chicago, London: University of Chicago Press, 303–318.
Buchanan, G. D. (1967): The presence of two conceptuses in the uterus of a nine-banded armadillo. J. Reprod. Fert. **13,** 329–331.
— (1969): Blastocyst survival in ovariectomized rats. J. Reprod. Fert. **19,** 279–283.
Daniel, Jr., J. C. (1967): Studies on growth of the mink blastocyst. J. Embryol. Exp. Morph. **17,** 293–302.
Dickmann, Z. (1967): Shedding of the zona pellucida by the rat blastocyst. J. Exp. Zool. **165,** 127–138.
Dickmann, Z.; Dey, S. K. (1974): Steroidogenesis in the preimplantation rat embryo and its possible influence on morula-blastocyst transformation and implantation. J. Reprod. Fert. **37,** 91–93.
Dickmann, Z.; Feo, V. J. de (1967): The rat blastocyst during normal pregnancy and during delayed implantation, including an observation on the shedding of the zona pellucida. J. Reprod. Fert. **13,** 3–9.
Eckstein, P.; Shelesnyak, M. C.; Amoroso, E. C. (1959): A survey of the physiology of ovum implantation in mammals. In: Implantation of Ova. Ed. by P. Eckstein, Memoirs Soc. Endocrinology no. **6.** Cambridge: Cambridge University Press. 3–11.
Enders, A. C.; Schlafke, S. J. (1965): The fine structure of the blastocyst: some comparative studies. In: Preimplantation Stages of Pregnancy. Ed. by G. E. W. Wolstenholme and M. O'Connor. London: J. and A. Churchill. 29–54.
— (1967): A morphological analysis of the early implantation stages in the rat. Am. J. Anat. **120,** 185–226.
— (1969): Cytological aspects of trophoblast-uterine interaction in early implantation. Am. J. Anat. **125,** 1–30.
— (1974): Surface coats of the mouse blastocyst and uterus during the preimplantation period. Anat. Rec. **180,** 31–46.
Feremutsch, K. (1948): Der praegravide Genitaltrakt und die Praeimplantation. Rev. Suisse Zool. **55,** 567–622.
Fischer, A. (1966): Die Abhängigkeit des Implantationsortes von Feinbau und Gefäßanordnung im Uterus bei *Mesocricetus auratus* Waterhouse. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **125,** 189–209.
Fridhandler, L. (1968): Gametogenesis to implantation. In: Biology of Gestation. Ed. by N. S. Assali. New York, London: Academic Press. Vol. **1,** 67–92.
Glenister, T. W. (1961): Observations of the behaviour in organ culture of rabbit trophoblast from implanting blastocysts and early placentae. J. Anat. **95,** 474–484.
Gopalakrishna, A. (1949): Studies on the embryology of Microchiroptera. Part IV. An analysis of implantation and early development in *Scotophilous wroughtoni* (Thomas). Prod. Indian Acad. Sci. B, **30,** 226–242.
Gulamhusein, A. P.; Beck, F. (1973): Light and electron microscopic observations at the pre- and early post-implantation stages in the ferret uterus. J. Anat. **115,** 159–174.
Harrison, R. J.; Neal, E. G. (1959): Delayed implantation in the badger (*Meles meles* L.). In: Implantation of Ova. Ed. by P. Eckstein, Memoirs Soc. Endocrinology no. **6.** Cambridge: Cambridge University Press. 19–23.
Hartman, C. G. (1939): Ovulation, fertilization and the transport and viability of eggs and spermatozoa. In: Sex and Internal Secretions. Ed. by E. Allen. Baltimore, Md.: Williams and Wilkins. Chap. 9, 2nd ed.
Harvey, W. (1651): The Works of William Harvey. Translated by R. Willis, 1847. London: Sydenham Soc.
Hastings II, R. A. (1974): Preimplantation development in the rabbit embryo: A study of uptake and transport of exogenous protein and the formation of junctiobal complexes. Ph.-D.-Thesis Washington University.
Hastings II, R. A.; Enders, A. C. (1974): Uptake of exogenous protein by the preimplantation rabbit. Anat. Rec. **179,** 311–330.
Horst, C. J. van der; Gillman, J. (1942 a): Pre-implantation phenomena in the uterus of *Elephantulus.* S. Afr. J. Med. Sci. **7,** 47–71.
— (1942 b): Pre-implantation abortion in *Elephantulus.* S. Afr. J. Med. Sci. **7,** 120–126.
Kirby, D. R. S. (1971): Blastocyst-uterine relationship before and during implantation. In: The Biology of the Blastocyst. Ed. by R. J. Blandau. Chicago and London: University of Chicago Press. 393–411.
Kirby, D. R. S.; Potts, D. M.; Wilson, I. B. (1967): On the orientation of the implanting blastocyst. J. Embryol. Exp. Morph. **17,** 527–532.
Kirchner, C. (1972): Uterine protease activity and lysis of the blastocyst covering in the rabbit. J. Embryol. Exp. Morph. **28,** 177–183.

— (1973): Interferenzkontrastmikroskopische Untersuchungen über die Lysis der Keimhüllen beim Kaninchen. Cytobiologie **7**, 437–441.

Kirchner, C.; Hirschhäuser, C.; Kionke, M. (1971): Protease activity in rabbit uterine secretion 24 hours before implantation. J. Reprod. Fert. **27**, 259–260.

Kirchner, C.; Mootz, U. (1974): Untersuchungen über die Auflösung der Keimhüllen beim Kaninchen: Der Einfluß des uterinen Milieus. Wilhelm Roux' Archiv **174**, 172–180.

Krehbiel, R. H. (1941): The effects of lactation on the implantation of ova of a concurrent pregnancy in the rat. Anat. Rec. **81**, 381–392.

Labhsetwar, A. B.; Enders, A. C. (1969): Pituitary LH content during delayed and post-implantation in the armadillo (*Dasypus novemcinctus*). J. Reprod. Fert. **18**, 383–389.

Larsen, J. F. (1970): Electron microscopy of nidation in the rabbit and observations on the human trophoblastic invasion. In: Ovo-Implantation, Human Gonadotropins and Prolactin. Ed. by P. O. Hubinont, F. Leroy, C. Robyn and P. Leleux. Basel, München, New York; S. Karger. 38–51.

Lee, S. Y.; Mossman, H. W.; Mossman, A. S.; Pino, G. del (1977): Evidence of a specific nidation site in ruminants. Am. J. Anat. **150**, 631–640.

Leiser, R. (1975): Kontaktaufnahme zwischen Trophoblast und Uterusepithel während der frühen Implantationsphase beim Rind. Anat., Histol., Embryol. **4**, 63–86.

— (1979): Blastocystenimplantation bei der Hauskatze. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung. Zbl. Vet. Med. C, Anat. Histol. Embryol. **8**, 79–96.

Leiser, R.; Wille, K.-H. (1975 a): Alkaline phosphatase in the bovine endometrium and trophoblast during the early phase of implantation. Anat. Embryol. **148**, 145–157.

— (1975 b): Cytochemical establishment of acid phosphatase in the bovine endometrium and trophoblast during implantation. Anat. Embryol. **148**, 159–173.

Luckett, W. P. (1974): Comparative development and evolution of the placenta in Primates. In: Reproductive Biology of the Primates. Ed. by W. P. Luckett. Contrib. Primat. **3**, 124–234.

Lutwak-Mann, C. (1959): Biochemical approach to the study of ovum implantation in the rabbit. In: Implantation of Ova. Ed. by P. Eckstein, Memoirs Soc. Endocrinology no. **6**. Cambridge: University Press, 35–46.

Mayer, G. (1959): Recent studies on hormonal control of delayed implantation and superimplantation in the rat. In: Implantation of Ova. Ed. by. P. Eckstein, Memoirs Soc. Endocrinology no. **6**. Cambridge: University Press, 76–83.

McLaren, A. (1970): Early embryo-endometrial relationships. In: Ovo-Implantation, Human Gonadotropins and Prolactin. Ed. by P. O. Hubinont, F. Leroy, C. Robyn and P. Leleux. Basel, München, New York: S. Karger. 18–33.

McLaren, A.; Michie, D. (1959): The spacing of implantation in the mouse uterus. In: Implantation of Ova. Ed. by P. Eckstein, Memoirs Soc. Endodrinology no. **6**. Cambridge: Cambridge University Press. 63–74.

Mossman, H. W. (1937): Comparative morphogenesis of the fetal membranes and accessory uterine structures. Carnegie Inst. Wash. Pub. 479, Contrib. to Embryol. **26**, 129–246.

— (1971): Orientation and site of attachment of the blastocyst: A comparative study. In: The Biology of the Blastocyst. Ed. by R. J. Blandau. Chicago, London: University of Chicago Press. 49–57.

— (1974): Structural changes in vertebrate fetal membranes associated with the adoption of viviparity. In: Obstet. Gynecol. Annual 1974. Ed. by R. M. Wynn. New York: Appleton-Century-Crofts. 7–32.

Müller, H. G. (1964): Der Zelleiweißstoffwechsel während der Nidation, Plazentation und Keimentwicklung. München, Berlin: Urban & Schwarzenberg.

Mulnard, J. G. (1970): Aspects de l'activité phagocytaire tu trophoblaste de la souris au début de l'Ovo-Implantation. In: Ovo-Implantation, Human Gonadotropins and Prolactin. Ed. by P. O. Hubinont, F. Leroy, C. Robyn and P. Leleux. Basel, München, New York: S. Karger. 9–17.

Parry, H. J. (1950): The vascular structure of the extraplacental uterine mucosa of the rabbit. J. Endocrinol. **7**, 86–99.

Pincus, G. (1936): The eggs of mammals. New York: The MacMillan Comp.

Psychoyos, A. (1960): Nouvelle contribution à l'étude de la nidation de l'oeuf chez la ratte. C. R. Acad. Sci. Paris **251**, 3073.

— (1966): Recent researches on egg implantation. In: Egg Implantation. Ed. by G. E. W. Wolstenholme and M. O'Connor. London: J. and A. Churchill, 4–15.

— (1967): The hormonal interplay controlling egg-implantation in the rat. Adv. Reprod. Physiol. **2**, 257.

Psychoyos, A.; Mandon, P. (1971): Scanning electron microscopy of the surface of the rat uterine epithelium during delayed implantation. J. Reprod. Fert. **26**, 137–138.

Rand, R. W. (1955): Reproduction in the female Cape Fur Seal, *Arctocephalus pusillus* (Schreber). Proc. Zool. Soc. London **124**, 717–740.

Retzius, G. M.: cit. nach C. G. Hartman: Introductory Address. In: Delayed Implantation. Ed. by A. C. Enders. Chicago, London: University of Chicago Press. 1–2.

SCHRÖDER, R. (1930): Weibliche Genitalorgane. In: Hand. mikr. Anat. des Menschen. Ed. by W. v. MÖLLENDORFF. Berlin: J. Springer. Bd. **7/I**, 187–227.
SHARMAN, G. B. (1963): Delayed implantation in Marsupials. In: Delayed Implantation. Ed. by A. C. ENDERS. Chicago, London: University of Chicago Press. 3–14.
— (1965): Implantation in Marsupials. In: Fetal Homeostasis. Ed. by R. M. WYNN. New York: The New York Acad. Sci. Vol. **1**, 177–216.
SHELESNYAK, M. C.; MARCUS, G. J.; LINDNER, H. R. (1970): Determinants of the decidual reaction. In: Ovo-Implantation, Human Gonadotropins and Prolactin. Ed. by. P. O. HUBINONT, F. LEROY, C. ROBYN and P. LELEUX. Basel, München, New York: S. Karger. 118–129.
STRAUSS, F. (1944): Die Implantation des Keimes, die Frühphase der Placentation und die Menstruation. Bern: P. Haupt.
— (1960): Implantation und Implantationsvorbereitungen bei Säugetieren. Anat. Anz. **106/107**, Erg.-H. 57–75.
— (1967): Die normale Anatomie der menschlichen Placenta. In: Handb. spez. pathol. Anat. Histol. Ed. by E. UEHLINGER, Berlin, Heidelberg, New York: Springer. Bd. **7/5**, 1–96.
— (1967): Uterine Gefäße und Nidation. Anat. Anz. **120** (Erg. H.), 237–241.
— (1978): Eine Neuuntersuchung der Implantation und Placentation bei *Microcebus murinus*. Mitt. Natf. Ges. Bern NF **35**, 105–119.
TACHI, C.; TACHI, S., LINDNER, H. R. (1976): A morphological approach to the study of ovum implantation in the rat. In: Implantation of the Ovum. Ed. by K. YOSHINAGA, R. K. MEYER and R. O. GREEP. Cambridge, Mass., and London: Harvard University Press. 43–80.
TORBIT, C. A.; WEITLAUF, H. M. (1974): The effect of oestrogen and progesterone on CO_2 production by "delayed implanting" mouse embryos. J. Reprod. Fert. **39**, 379–382.
WARREN, R. H.; ENDERS, A. C. (1964): An electron microscope study of the rat endometrium during delayed implantation. Anat. Rec. **148**, 177–195.
WEITLAUF, H. M. (1973): Changes in the proteincontent of blastocyst from normal and delayed implanting mice. Anat. Rec. **176**, 121–124.
— (1974): Metabolic changes in the blastocysts of mice and rats during delayed implantation. J. Reprod. Fert. **39**, 213–224.
WIMSATT, W. A. (1975): Some comparative aspects of implantation. Biol. Reprod. **12**, 1–40.
YOSHINAGA, K. (1976): Ovarian hormone secretion and ovum implantation. In: Implantation of the ovum. Ed. by K. YOSHINAGA, R. K. MEYER and R. O. GREEP. Cambridge, Mass., London: Harvard University Press. 3–17.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. med. F. STRAUSS, Eichenrain 33, CH-3122 Kehrsatz

Ergänzende Untersuchungen am Gaumenfaltenmuster der Säugetiere

Von M. EISENTRAUT

Eingang des Ms. 9.5.1980

Abstract

Complementary studies on the pattern of palatal ridges in mammals

Studied as a complement to a former monograph (EISENTRAUT 1976) the pattern of palatal ridges of some mammals, not yet studied in this respect. Both members of the Giraffidae, viz. *Okapia* and *Giraffa*, and three further members of Bovidae exhibit the normal echelon type (Staffelmuster). Further investigations on Caviomorpha and Hesperomyinae support our first results: In the first group, all transitions from well developed palatal ridges to their complete reduction can be found. In the Indo-Australian myomorpha the pattern of palatal ridges of *Uromys* differs strongly – as also in the case *Phloeomys* and *Batomys* – from the pattern normally observed in the Muroidea. Members of the Bathyergidae exhibit strong reductions. In *Macropus robustus* an abnormal pattern of palatal ridges due to a skull injury and subsequent bone modification, is described.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4602-0079 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 79–89

ISSN 0044-3468/InterCode: ZSAEA 7

Einleitung

Eine monographische Bearbeitung der Gaumenfalten der Säugetiere (Eisentraut 1976) hatte ergeben, daß in allen Ordnungen, selbst auch bei den in der Stammesgeschichte schon sehr früh isolierten Monotremen, Gaumenfalten vorkommen. Es handelt sich hier also um ein sehr altertümliches Merkmal. Darüberhinaus kann es aber auch als ein sehr konservatives angesehen werden, das bei Angehörigen vieler Familien und auch Ordnungen im Grundplan weitgehende Übereinstimmung zeigt. Größere Unterschiede bei einzelnen Formen oder Formengruppen lassen auf eine geologisch sehr frühe Abtrennung und selbständige Weiterentwicklung schließen. So kann die Beachtung des Gaumenfaltenmusters bei der systematischen Eingruppierung mitunter eine zusätzliche wichtige Rolle spielen bzw. Hinweise geben.

Die folgenden Ausführungen stützen sich auf inzwischen eingegangenes neues Material, das zur Ergänzung und Vervollständigung früherer Ausführungen dienen kann und einige besondere Befunde erkennen läßt, die vielleicht bei späteren taxonomischen Bearbeitungen beachtet werden sollten.

Abhandlung des neuen Materials

Artiodactyla

Giraffidae

Unter den Artiodactylen fehlte bisher die Beschreibung des Gaumenfaltenmusters der Giraffidae. Von beiden rezenten Arten, *Okapia* und *Giraffa,* liegt mir nun von je einem erwachsenen Exemplar ein Foto des Gaumens vor. Wie nicht anders zu erwarten, zeigen beide das Staffelmuster und untereinander eine weitgehende Übereinstimmung der Faltenanordnung. Wie die als Beispiel gegebene Abbildung des Okapi-Gaumens (Abb. 1) erkennen läßt, sind die Falten nicht durchgehend, sondern in rechte und linke Hälften geteilt, die in der Mittellinie meist etwas alternierend zueinander stehen und sich gelegentlich ein wenig überschneiden. Im vorderen Gaumenteil sind die einzelnen, mit der Kante nach hinten gerichteten Faltenlappen eingekerbt bzw. gezähnelt. Außerdem sind zwischen den Hauptfalten Papillenreihen angeordnet, wie wir dies früher bereits bei anderen Artiodactylen kennengelernt hatten. Bei den hinteren Falten verschwindet die Einkerbung der Faltenkanten mehr und mehr, und zwischen den letzten Molaren ist der Gaumen faltenfrei.

Insgesamt sind beim Okapi und bei der Giraffe 20–21 Falten vorhanden.

Bovidae

Es stehen drei bisher noch nicht untersuchte Arten zur Verfügung. Zwei Erwachsene und ein jüngeres Exemplar des Banteng, *Bos javanicus*, zeigen ein sehr übereinstimmendes Gaumenfaltenmuster (Abb. 2), das weitgehend dem früher abgehandelten Muster von *Bos primigenius* entspricht. Auch hier sind die vorderen Falten an der Hinterkante gezähnelt. Aboralwärts werden die Falten flacher, verlieren ihre Zähnelung und verschwinden schon im vorderen intermolaren Gaumenbereich. Die Anzahl der Falten beträgt beim Banteng 14–15.

Bei den von je einem Exemplar vorliegenden Gaumenfotos des Großen Kudu, *Strepsiceros strepsiceros,* und der Sitatunga, *Tragelaphus spekei,* sind 16–17 Falten zu zählen, die im Verlauf und Aussehen denen der vorhergehenden Art ähneln.

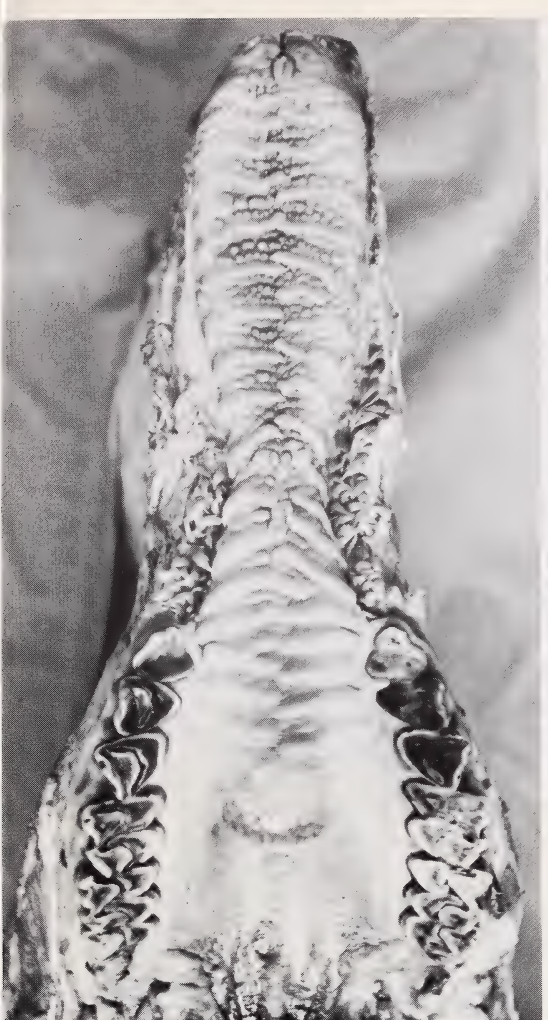




Abb. 2. Bos javanicus (Foto: MARIANNE MÜLLER)

Abb. 1. Okapia johnstoni. (Foto: H. HECKEL)

Rodentia

Neuweltliche Formen, Caviomorpha

Besondere Beachtung hinsichtlich des Gaumenfaltenmusters verdient innerhalb der Nagerordnung die vom Eozän bis Pliozän, also über 50 Millionen Jahre isoliert gewesene südamerikanische Formengruppe, deren Angehörige in einer besonderen Unterordnung, Caviomorpha, vereinigt werden. Wie schon in der 1976 erschienenen monographischen Bearbeitung ausgeführt, finden wir in ihr Übergänge von unterschiedlich gestalteten Gaumenfaltenmustern bis hin zum völligen faltenfreien Gaumenbelag. Zweifellos deutet dies, wie oben erwähnt, auf eine schon sehr frühzeitig erfolgte Abtrennung und Eigenentwicklung der einzelnen Familien der Caviomorphen hin. Die Angehörigen der Dasyproctidae mit den Unterfamilien der Cuniculinae und Dasyproctinae haben noch ein wohlentwickeltes Muster mit der Formel 2 – 5 = 7, das dem am häufigsten auftretenden Muridenmuster ähnelt. Unter den zur Überfamilie Octodontoidea zusammengefaßten Formen finden wir bei den einzel-



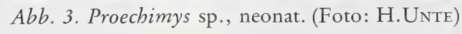


Abb. 3. Proechimys sp., neonat. (Foto: H. Unte)



Abb. 4. Dolichotis salinicola. (Foto: H. Unte)

nen Familien eine unterschiedliche Ausbildung des Faltenmusters. Ein gleiches ist auch innerhalb der Familie der Echimyidae festzustellen. Die jetzt erstmalig untersuchte Art *Proechimys* sp. zeigt bei einem neonaten Exemplar gut entwickelte Falten, deren Muster dem bei Muriden am häufigsten gefundenen entspricht (Abb. 3). Demgegenüber hatte Tullberg (1899) bei *Echimys cayennensis* eine Rückbildung der Falten im hinteren intermolaren Gaumenbereich und bei *Kannabateomys amplyonyx* überraschenderweise das Vorhandensein vieler kleiner Fältchen festgestellt.

Bei den Caviidae mit den Unterfamilien Caviinae und Dolichotinae und bei der nahestehenden Familie Hydrochoeridae sind überhaupt keine Gaumenfalten vorhanden. Dies bestätigen die mir jetzt neu zur Verfügung stehenden Arten *Galea musteloides* und *Microcavia niata* unter den Meerschweinchen und *Dolichotis salinicola* (Abb. 4) unter den Maras. Auffallend ist bei diesen faltenlosen Formen die starke Wölbung des Gaumens nach oben und das starke adorale Konvergieren der Molarenreihen. Wahrscheinlich wird durch diesen festen Abschluß des Gaumenbereiches die Funktion der Gaumenfalten (als Widerlager der Zunge beim Festhalten der Nahrung) überflüssig.

Die Tendenz zur Zurückbildung der intermolaren Falten zeigt ein mir jetzt vorliegender Gaumenabguß vom Pakarana, *Dinomys branickii*, eines in eine besondere Überfamilie gestellten Vertreters der Caviomorphen. Den gleichen Befund teilte bereits Herr Dr. Gorgas in einem auf der Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Frankfurt 1976 gehaltenen Vortrag mit. Das mir von ihm jetzt zugesandte Foto des Gaumens läßt diesen Befund deutlich erkennen (Abb. 5). Im Vergleich zu den Dasyproctidae weist *Dinomys* „Verhältnisse wie bei den Chinchillidae auf. Eine antemolare dreigeteilte Papilla palatina ist vorhanden, das intermolare Gaumenmuster ist eingeschränkt, zwischen den ersten Molaren sind zwei Falten angedeutet" (Gorgas, briefl. Mitt.).



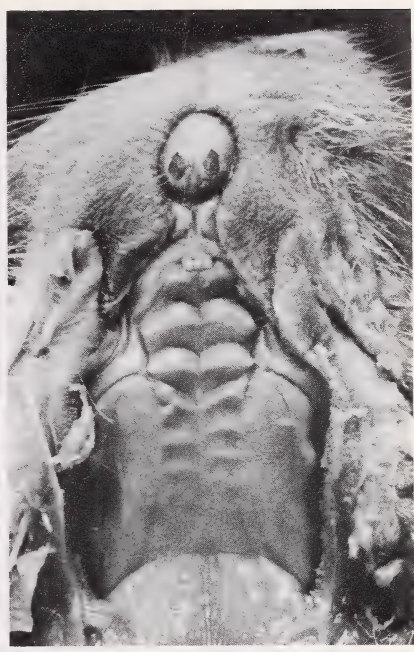


Abb. 6. Coendou sp., Fötus (Foto: H. Unte)

Abb. 5. Dinomys branickii (Foto: Dr. Gorgas)

Von den zur Überfamilie der Erethizontoidea zusammengefaßten und der Unterordnung der Caviomorphen zugeteilten neuweltlichen Baumstachler liegt mir nunmehr auch das Faltenmuster eines Föten von *Coendou* sp. vor. Entgegen einer früheren, sich auf die von Tullberg (1899) gegebene Gaumenzeichnung stützende Feststellung, daß bei *Erethizon dorsatum* keine klare Faltenbildung zu erkennen ist, hat *Coendou* ein durchaus gut ausgebildetes Faltenmuster. Wie Abb. 6 zeigt, befinden sich hinter der mit seitlichen Auffaltungen endenden Papilla palatina zwei relativ dicke, in der Mitte geteilte Falten, die den zwei üblichen antemolaren entsprechen dürften. Ferner sind mindestens 4 ebenfalls in der Mitte unterbrochene dünnere intermolare Falten zu erkennen, die aboralwärts mehr und mehr abflachen und verschwinden. Letzteres deutet wieder auf eine beginnende Rückbildung hin.

An neuem Material müßte überprüft werden, ob sich das nach Tullbergs Zeichnung zu entnehmende Fehlen aller intermolaren Falten bei *Erethizon* bestätigt.

Hesperomyinae

Die erst in jüngerer geologischer Zeit nach Südamerika eingewanderten, bisher zu den Cricetiden gerechneten Neuweltmäuse der Unterfamilie der Hesperomyinae – aufgrund von vergleichenden Serumuntersuchungen und der Morphologie der Spermienköpfe schlagen neuerlich von Lehmann und Schaefer (1979) vor, die Hesperomyinae in die engere Verwandtschaft der altweltlichen Familie der Arvicolidae zu stellen – lassen das sehr typisch ausgeprägte Muster der Muroidea erkennen, nämlich 2 antemolare und meist 5 intermolare Falten.

Bestätigt wird dieser Befund durch die jetzt zur Verfügung stehenden und bereits von



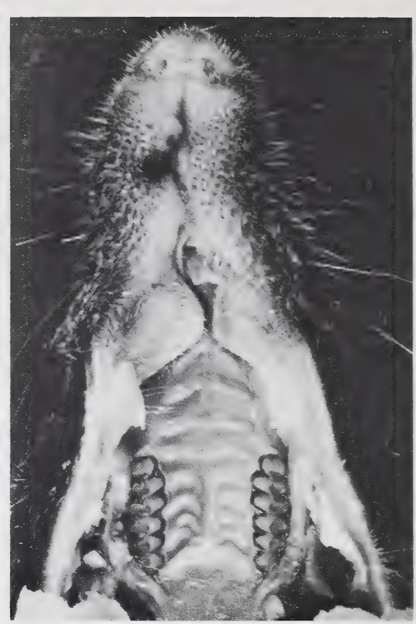


Abb. 7 (links). Oxymycterus sp. – *Abb. 8 (rechts): Oryzomys* sp. (Fotos: H. UNTE)

VON LEHMANN und SCHAEFER erwähnten Arten *Liomys salvini, Peromyscus guatemalensis* und *hondurensis, Sigmodon hispidus, Reithrodontomys mexicanus* und *sumichrasti.* Das gleiche gilt auch für *Oxymycterus* sp. (Abb. 7). Nur bei 7 Exemplaren von *Oryzomys couesi* von Honduras wurden nicht 5, sondern 6 intermolare Falten gezählt. Demgegenüber konnte ich bei einer anderen, von mir in Südost-Bolivien in 3 Exemplaren gesammelten, noch nicht bestimmten *Oryzomys*-Art wiederum nur 5 intermolare Falten feststellen (Abb. 8). Daß gelegentlich auch innerhalb einer Art die Tendenz zur Anlage einer 6. Falte oder sogar auch ihre volle Ausbildung zu beobachten ist, wurde bereits früher festgestellt.

Indo-australische Muroidea

Eine überaus schwierige und daher im Schrifttum auch unterschiedlich vorgenommene taxonomische Einordnung finden wir bei den Muriden in der indo-australischen Region. Hier ist es in geologisch junger Zeit zu mehreren, zeitlich getrennten Besiedlungswellen der Inselwelt bis hin zu der neuguineischen und australischen Faunenregion gekommen (z. B. TATE 1936), wobei aufgrund des Vorhandenseins vieler nicht besetzter ökologischer Nischen eine starke Formenentfaltung und Parallelentwicklungen zu beobachten sind. Trotzdem ist das Grundmuster der Mäuseartigen bei den meisten bisher untersuchten Formen erhalten geblieben, nämlich wiederum 2 stark entwickelte und prominent hervortretende antemolare und meist 5 dünnere intermolare Falten. Dieses Muster wurde bei folgenden, erst jetzt zur Verfügung stehenden Arten gefunden: *Melomys cervinicePs* und *littoralis* von Australien und *Melomys* sp. von Neuguinea, ferner bei den australischen Arten *Pseudomys novaehollandiae, delicatulus, australis* (Abb. 9), *albicinereus, nanus, higginsi* und *apodemoides.* Zu erwähnen ist, daß bei einem zweiten Exemplar von *apodemoides* – ein weiteres Beispiel für die oben erwähnte innerartliche Variation – zwischen der 4. und 5. Falte noch eine dünne Zwischenfalte eingelagert ist, so daß in diesem Falle von 6 intermolaren Falten gesprochen werden kann.



Abb. 9 (links). Pseudomys australis. – Abb. 10 (rechts). Notomys mitchellii. (Fotos: H. Unte)

Anhangsweise sei in diesem Zusammenhang erwähnt, daß Kalabuchow und Tropin (1979) erst jüngst feststellen konnten, daß innerhalb der Art *Meriones meridianus* die Vermehrung der intermolaren Gaumenfalten auch ein subspezifisches Merkmal sein kann. Bei der in der Nogaj-Steppe (rechts der Wolga) lebenden Rasse *nogaiorum* kann man bei Zugrundelegung eines umfangreichen Materials alle Übergänge von 4 zu 5 Falten feststellen. Dagegen ist bei der links der Wolga verbreiteten Nominatrasse die zunehmende Tendenz zur Ausbildung einer 6. Falte erkennbar. Die Autoren glauben eine kausale Beziehung zum unterschiedlichen Nahrungsangebot annehmen zu können, indem sie auf die bislang kaum beachtete Tatsache hinweisen, daß das durch die Falten vergrößerte Gaumenepithel speichelabsondernde Einzeldrüsen enthält, deren Sekret die Vorverdauung im Mund fördert: „Ganz offenbar erfüllen die Gaumenfalten, die einen bemerkenswerten Anteil der Mundhöhlenoberfläche bilden, sogar eine bestimmte nahrungsaufbereitende Funktion, da sich in der Schleimhautschicht sekretorische Zellen befinden, die den Unterkiefer- und Wangenspeicheldrüsen ähnlich sind" (p. 63, deutsche Übersetzung). Die Autoren beziehen sich dabei auf vorgenommene histologische Untersuchungen am Gaumenepithel der beiden Rassen und verweisen außerdem auf die einschlägigen Untersuchungen von Sokolow (1973).

Damit muß der Faltenbildung des Gaumenepithels möglicherweise ganz allgemein eine zusätzliche Funktion zuerkannt werden, und es würde z. B. die lappenartige Faltenbildung, wie wir sie u. a. bei den Artiodactylen sehr ausgeprägt finden, verständlicher gemacht.

Ebenfalls 6 intermolare Falten zeigt ein untersuchtes Exemplar von *Notomys mitchellii* (Abb. 10). Nur 4 intermolare Falten wurden dagegen bei *Pogonomys forbesi* aus Neuguinea und bei *Hydromys chrysogaster* von Australien festgestellt. Bei einem von der Insel Luzon/Philippinen stammenden Stück von *Crotomys whiteheadi,* einer Art, die zu den Hydromyinae gestellt wird (Simpson 1945), dürfte – aufgrund der von Herrn Dr. Temme zugestellten Zeichnung (Abb. 11) – die Faltenformel wohl ebenfalls 2 – 4 = 6 lauten, obwohl die als erste intermolare angesehene Falte bereits unmittelbar vor dem ersten Molar ansetzt, so daß scheinbar 3 antemolare und nur 3 intermolare Falten anzunehmen wären.

Ein völlig anderes Bild finden wir im intermolaren Gaumenbereich bei drei bisher untersuchten Vertretern in dem hier behandelten Faunengebiet. Über zwei von ihnen, *Phloeomys cumingi* und *Batomys salemonseni,* beide von der Insel Luzon, wurde bereits früher berichtet (EISENTRAUT 1976). Die dritte erst jetzt zur Verfügung stehende Form ist *Uromys caudimaculatus,* von der ich je ein Exemplar von Neuguinea und von Australien untersuchen konnte. Bei diesen drei Arten sind, wie üblich, zwei gut ausgebildete dicke antemolare Falten vorhanden, dagegen zeigt der intermolare Gaumenteil eine größere Zahl von dünnen, am Hinterrand gezähnelten und in der Mitte geteilten und – bei *Uromys* – nach vorn gebogenen Fältchen (Abb. 12).

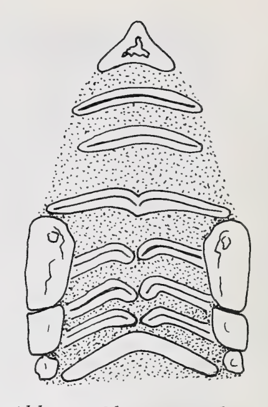


Abb. 11. Chrotomys white (Zeichn. M. TEMME)

Die Entscheidung darüber, ob aufgrund der weitgehenden Übereinstimmung des Gaumenfaltenmusters eine engere verwandtschaftliche Beziehung dieser drei Arten anzunehmen ist, kann hier nicht getroffen werden. Dazu wären weitere morphologische Untersuchungen, vor allem auch unter Hinzuziehung anderer, bisher nicht zur Verfügung stehender Arten erforderlich. Hier soll es nur darauf ankommen, auf diese auffällige Abweichung des Gaumenfaltenmusters hinzuweisen. Immerhin dürfte diese übereinstimmende Besonderheit zu einer Überprüfung bisher angenommener verwandtschaftlicher Beziehungen Anlaß geben. So hat z. B. MISONNE (1969) bei Behandlung der Muriden unseres Gebietes in die von ihm aufgestellte *Uromys*-Gruppe auch die Gattung *Melomys* eingereiht, von der mir, wie oben erwähnt, von drei Arten das Gaumenfaltenmuster mit der Formel 2 – 5 = 7 vorliegt. Ebenso fraglich dürfte es sein, *Ba-*



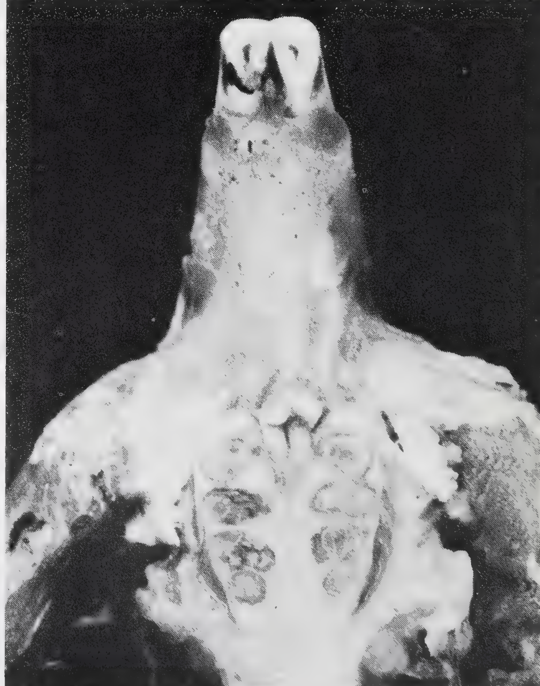


Abb. 12 (links). Uromys caudimaculatus. – Abb. 13 (rechts). Cryptomys hottentottus (Fotos: H. UNTE)

tomys, wie von MISONNE vorgeschlagen, in die von ihm aufgestellte *Lenotrix*-Gruppe einzureihen, zu der z. B. auch – neben einer ganzen Reihe anderer Arten – die Gattung *Pogonomys* gestellt wird, die aufgrund meiner Untersuchungen wiederum das ganz normale Muridenmuster (2 – 5 = 7) zeigt. Genauso bedenklich erscheint es, *Pogonomys*, wie von SIMPSON (1945) praktiziert, in die Unterfamilie Phloeomyinae zu stellen, die ohnehin von mir bereits, und zwar nicht nur aufgrund des besonderen Faltenmusters, als Familie abgetrennt wurde (EISENTRAUT 1976, p. 206). Leider war es bisher nicht möglich, geeignetes Alkoholmaterial von anderen Arten, vor allem aus der Philippinen-Fauna, zu erhalten, z. B. von *Cratomys* oder *Rhynchomys*, so daß über deren Gaumenfaltenmuster noch keine Angaben gemacht werden können. Es wäre daher sehr erwünscht, entsprechendes Material zu sammeln und für eine Untersuchung zur Verfügung zu stellen.

Afrikanische Hystricomorpha, Bathyergoidea

Die zu einer Überfamilie Bathyergoidea und nur in einer Familie vereinigten Sandgräber sind systematisch schwer einzuordnen und dürften eine schon lange isolierte Nagergruppe darstellen. Hierauf deutet auch das übereinstimmende Bild der Gaumenfalten hin. Wie bereits früher schon an zwei Arten, *Heterocephalus glaber* und *Georhychus capensis*, gezeigt, sind die Falten auf der sehr schmalen Gaumenfläche stark reduziert. Die jetzt neu vorliegenden Arten *Bathyergus suillus* und *Cryptomys hottentottus* bestätigen diese Feststellung. Beide Arten zeigen ebenfalls nur kurz vor und zwischen den ersten Molaren wulstige Verdickungen, wohl als letzte Reste von Faltenbildungen (Abb. 13).

Marsupialia

Macropodidae

Von dem bisher noch nicht untersuchten Hirschkänguruh, *Macropus robustus cervinus*, liegen in je einem Exemplar beide, durch unterschiedliche Größe gekennzeichneten Geschlechter vor. Von ihnen zeigt das größere Männchen jedoch einen gestörten Gaumenfaltenverlauf.

Gehen wir zunächst von dem normalen Faltenmuster des weiblichen Stükkes aus, so können wir bei ihm – im Gegensatz zu den früher bereits untersuchten Angehörigen der Macropodidae mit 7–9, meist 8 Gaumenfalten – deren 10 unterscheiden, nämlich 4 vor und 6 zwischen den, in unserem Fall nur vier vorhandenen Backenzähnen. Außerdem ist zwischen der 8. und 9. Falte eine mediane rundliche Faltenerhebung eingelagert (Abb. 14).


Abb. 14. Macropus robustus cervinus
(Foto: H. HOENOW)

Das gestörte Muster des größeren männlichen Exemplares steht offensichtlich in kausalem Zusammenhang mit Veränderungen einiger Schädelknochen, die mutmaßlich auf eine im frühen postembryonalen Entwicklungsalter er-

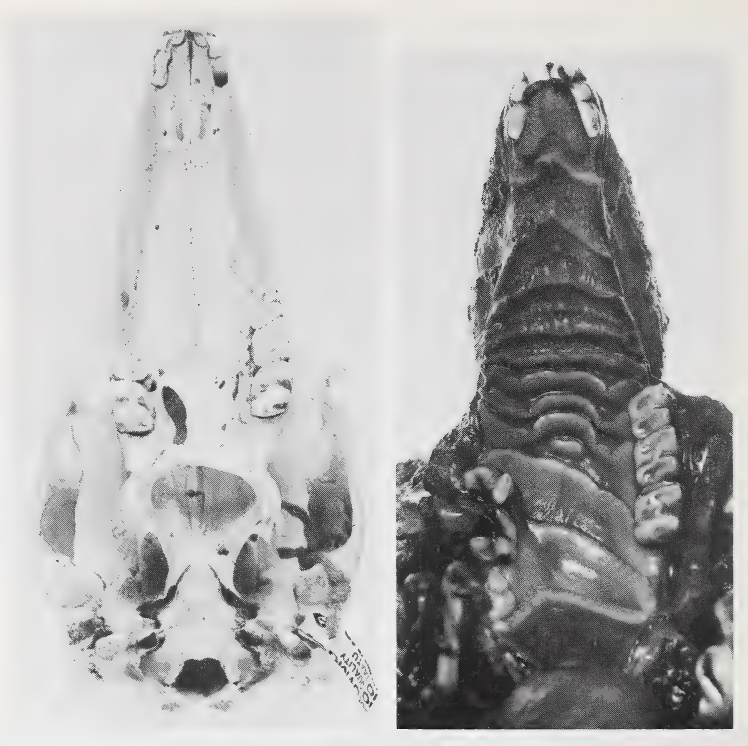


Abb. 15 (links). Macropus robustus cervinus, asymmetrischer Schädel. (Foto: H. UNTE). – *Abb. 16 (rechts). Macropus robustus cervinus,* asymmetrisches Gaumenfaltenmuster. (Foto: H. HOENOW)

folgte Schädelverletzung zurückzuführen sind. Besonders betroffen sind im Oberkiefer offenbar die Zahngruben der vorderen Backenzähne, so daß diese sich nicht entwickeln konnten. Rechts sind daher nur zwei, links drei hintere Backenzähne vorhanden (Abb. 15). Ihre genauere Numerierung muß dahingestellt bleiben; ebenso soll auch die Frage, ob der letzte vorhandene Molar dem M^4 entspricht, im Hinblick darauf, daß bei den Macropodiden dieser erst sehr spät durchbricht, nicht beantwortet werden. Die zu einer Seitenasymmetrie führenden Knochenveränderungen betreffen vor allem das Palatinum, von dem die linke Hälfte stark entwickelt ist und sich weit nach rechts ausdehnt, die rechte Hälfte dagegen nur mit einem kleinen Knochenanteil an der Bildung des schief verlaufenden Abschlußbogens des harten Gaumens beteiligt ist. Im übrigen findet sich rechts ein großes längliches Foramen. Ferner sind die inneren Nasenöffnungen (Choanen) beiderseits unterschiedlich weit. Weiterhin ist zu erwähnen, daß auf der Schädeloberseite die Supraorbitalleisten der Frontalia unsymmetrisch verlaufen. Schließlich ist der rechte Mandibelknochen höher gebaut als der linke, und seine vorderen Molaren ragen, infolge des fehlenden Gegenparts auf der rechten Seite, höher heraus als auf der linken, eine Erscheinung, die wohl funktionell zu erklären ist, nämlich durch unterschiedliche Belastung beider Seiten beim Kauvorgang.

Wenden wir uns nun dem Verlauf der Gaumenfalten zu (Abb. 16), so sehen wir, daß auch bei diesem durch Schädelveränderungen gekennzeichneten männlichen Exemplar 10 Gaumenfalten und ebenso die kleine kurze Falteneinlagerung zwischen der 8. und 9. Falte vorhanden sind. Zunächst nehmen die Falten im vorderen Gaumenabschnitt noch einen einigermaßen normalen, dem Vergleichsstück gut entsprechenden Verlauf. Dagegen ist aboralwärts eine zunehmende Verschiebung festzustellen: Von der 6. Falte an verlagern sich auf

der rechten Gaumenseite die Ansatzpunkte adoralwärts, so daß die Symmetrie völlig gestört ist. Dies führt schließlich dazu, daß die vorletzte dicke Falte auf der linken Seite am Hinterrand des letzten ausgebildeten Molaren, auf der rechten Seite dagegen unmittelbar vor dem vorletzten Molar ansetzt. Ebenso steigt die letzte Falte, die bei dem normalen Gaumenmuster jederseits hinder den Backenzähnen liegt, auf der rechten Seite bis zur Höhe des letzten Molaren an.

Da das Tier mit diesen abnormen Schädel- und Gaumenfalten-Merkmalen offenbar voll erwachsen ist, scheint es durch die beträchtlichen Veränderungen seiner bei der Nahrungsaufnahme und -verarbeitung im Maul in Funktion tretenden Einrichtungen kaum wesentlich beeinträchtigt worden zu sein.

Danksagung

Für die Beschaffung des neuen Materials, teils in Form von Alkoholobjekten, teils von Fotos oder Abgüssen des Gaumens, möchte ich folgenden Herren meinen besonderen Dank aussprechen: Dr. R. Angst, Karlsruhe, P. van den Elzen, Bonn, J. Gebhard, Basel, Dr. M. Gorgas, Augsburg, Dr. G. Heidemann, Kiel, Dr. R. Hutterer, Bonn, Prof. E. Kullmann, Köln, K. F. Koopman, New York, Dr. H. W. Setzer, Washington, Dr. M. Temme, Ohio, Dr. C. H. S. Watts, Adelaide.

Zusammenfassung

Die in einer 1976 erschienenen Monographie zusammengefaßten Untersuchungen über das Gaumenfaltenmuster bei Säugetieren werden durch neu hinzugekommenes Material ergänzt. Okapi und Giraffe sowohl als auch Banteng, Großer Kudu und Sitatunga haben das typische Staffelmuster der Artiodactylen, aber unterschiedliche Faltenzahlen. Die Untersuchung an neuem Material von Caviomorphen, nämlich *Proechimys, Cavia, Microcavia, Dolichotis, Dinomys* und *Coendou*, bestätigen die zu beobachtende Entwicklung von gut ausgebildetem Faltenmuster über Reduktion der Falten bis hin zu völlig faltenfreiem Gaumenbelag. Für eine in geologisch junger Zeit erfolgte Einwanderung von Angehörigen der Muroidea nach Mittel- und Südamerika spricht auch die weitgehende Übereinstimmung ihres Gaumenfaltenmusters mit den altweltlichen Formen, wie dies jetzt neu untersuchte Vertreter der Hesperomyinae bestätigen. Bei weiteren nunmehr zur Verfügung stehenden Arten der afrikanischen Bathyergiden findet sich eine starke Faltenrückbildung.

Unter den in junger geologischer Zeit in mehreren Wellen in die indoaustralische Region eingewanderten Muroidea gibt es einige Gattungen, und zwar außer *Phloeomys* und *Batomys* auch *Uromys*, deren intermolarer Gaumenbereich nicht in der herkömmlichen Muridenart mit 4–6, meist 5 derberen Falten, sondern mit zahlreichen dünnen Fältchen bedeckt ist. Dieser bemerkenswerten Abweichung sollte bei einer systematischen Bearbeitung Aufmerksamkeit geschenkt werden. Solche abweichenden Muster dürften für eine lange Isolierung und selbständige Weiterentwicklung sprechen.

Einer infolge von Verletzung eingetretenen asymmetrischen Schädelentwicklung bei *Macropus robustus cervinus* entspricht eine beiderseitige Gaumenfaltenverzerrung.

Literatur

Eisentraut, M. (1976): Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. Bonner Zool. Monographien 8.

Kalabuchow, N.; Tropin, N. (1979): Unterschiede im Bau der Gaumenfalten bei zwei Unterarten der Rennmaus *Meriones meridianus* Pall. (russisch). Ekologija **6**,59–64.

Lehmann, E. von; Schaefer, H.-E. (1979): Cytologisch-taxonomische Studien an einer Kleinsäugeraufsammlung aus Honduras (Spermienmorphologie und vergleichende Cytochemie). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **17**, 225–236.

Misonne, K. (1969): African and Indo-Australien Muridae, Evolutionary Trends. Ann. Mus. Roy. Afr. Centr, (8), Sci. Zool. **172**, 1–219.

Simpson, G. G. (1945): The Principles of Classification and a Classification on Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**, 1–350.

Sokolow, W. J. (1973): Das Integument der Säugetiere. (russisch). Moskau: Verlag Nauka.

Tate, G. H. (1936): Some Muridae of the Indo-Australian Region. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **72**, 501–728.

Tullberg, T. (1899): Über das System der Nagetiere, eine phylogenetische Studie. Nova Acta Soc. Sci. Upsala (3) **18**, 1–514.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Martin Eisentraut, Zool. Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-5300 Bonn

Seasonal fluctuations in the feeding ecology of the Indian false vampire, Megaderma lyra lyra (Chiroptera: Megadermatidae) in Rajasthan

By R. ADVANI

Desert Regional Station, Zoological Survey of India

Receipt of Ms. 2.9.1980

Abstract

Investigations were carried out on the seasonal pattern of feeding of the Indian false vampire bat, *Megaderma lyra lyra* Geoffroy, collected from several districts of Rajasthan. The species consumes insects in all seasons, but only Coleoptera in the winter. It also feeds upon a variety of vertebrate animals like amphibia, pisces, reptiles and even active birds. In winter and then summer, in absence of insects in abundance in nature, the diet is mainly composed of vertebrates. The species devours a number of serious polyphagous insect pest species of crops in Rajasthan and thus has a promising role in biological control.

Introduction

The family Megadermatidae is represented by only one species in Rajasthan, the Indian false vampire, *Megaderma lyra lyra* (Prakash, 1963). Among all the 18 species occurring in Rajasthan the false vampire is quite a celebrated species because it has been observed catching and devouring a variety of vertebrate prey besides insects. In this respect it is unique even amongst all the bat species inhabiting the Indian subcontinent. Except some reports (PRAKASH 1959; SINHA and ADVANI 1976), relatively little is known about the composition and seasonal fluctuations in the food of this species in nature.

Material and methods

For the purpose of study, during the years 1975 to 1977, various faunistic surveys of Rajasthan State were undertaken and bats were collected from 8 districts namely Jodhpur, Banswara, Dungarpur, Jhalawar, Tonk, Boondi, Ajmer and Kota. Climatologically the study area falls under the arid and semi arid category. In all 150 examples of bats were collected and examined. The sample size during each season is shown in the Table 1. After anaesthesia their alimentary canals were dissected and the parts of insects and other animals were sorted out groupwise. Later these were weighed separately on the physical balance to calculate their respective percentages of total gut contents, following the method adopted by MURTON et al. (1964). The observations were pooled among four main seasons occurring in India.

Results

The bats of the species *M. lyra lyra* are essentially carnivorous, thriving upon insects and other animals throughout the year. There were no traces of any vegetation found in the guts. Coleoptera among insects and reptiles (lizards) among vertebrates were consumed during all seasons (Table).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4602-0090 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 90–93

ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

Winter season

During December, January and February months, the total vertebrate diet was much higher (77.8%) in comparison to that of insects (22.2%). Among insects, beetles constituted 12.2 percent while the unidentified mixed insect parts were 10 percent. Vertebrates were mainly represented by reptiles (the wall lizard, *Hemidactylus flaviviridis)* constituting 30.5% followed by fishes and birds. The unsortable bones, muscles and scales of vertebrates were 20.6%.

Summer season

From March to June, the four months of summer in the hot desert, the ratio of insects and vertebrates in the diet was about equal, 46.7 and 53.3% respectively. The Coleoptera were mainly represented by scarabids, curculionids and carabids, occurring in abundance in Rajasthan. Winged termites (Isoptera) constituted 10 percent. Grasshoppers and crickets (Orthoptera) which are comparatively more abundant during summer months also fared in appreciable amount. In this season also lizards were in higher proportions (18.3%) to other vertebrate groups, followed by birds, fishes and then frogs (amphibia) constituting 10.4, 10.2 and 9.2% respectively of the total diet.

Seasonal fluctuations in the feeding composition of M. lyra lyra in nature

Season and months	Insect diet (%)						Vertebrate diet (%)				
	Iso.	Lepido.	Coleo.	Hymeno.	Ortho.	Misc. (mixed)	Amph.	Fishes	Rep.	Birds	Misc. (mixed)
Winter (Dec.-Feb.) N = 30	–	–	12.2	–	–	10.0	–	15.5	30.5	11.2	20.6
Summer (Mar.–June) N = 35	10.0	–	15.6	0.5	15.0	5.6	9.2	10.2	18.3	10.4	5.2
Monsoon (July-Sept.) N = 45	26.0	10.0	24.6	4.0	3.0	2.4	4.5	–	10.0	2.5	13.0
Post-monsoon (Oct.–Nov.) N = 40	5.0	13.2	14.4	17.8	–	8.7	21.5	10.0	5.5	–	3.9

Rainy (monsoon) season

July, August and September are rainy months in the Rajasthan. During this season insects were consumed more than double times (70%) of the total vertebrates (30%). This coincides with the availability of various insects of various orders during and after rains. Among insects, the proportion of termites and beetles increased to 26 and 24.6% respectively. It was found that this bat species was devouring the adults of white grub, *Holotrichia* sp. which is a serious coleopteran pest of many crops in Rajasthan and adjoining States. The major isopteran species (which are equally harmful to the Indian agriculture) identified from the guts of bats were *Odontotermes obesus, Microtermes obesii* and *Anacanthotermes* sp. In this season again reptiles were preferred to amphibians and birds, though in low proportions.

Post-monsoon season

In October and November months (the flowering season), insects again constituted relatively higher proportions (59.1%) to vertebrates (40.9%). Hymenoptera, mainly represented by swarming wasps and ants constituted highest percentage (17.8) followed by beetles,

moths and termites. Amongst vertebrates, the proportion of frogs and toads (amphibia) increased abruptly to 21.5%, while the lizards lowered to 5.5% only. Fishes were also fairly represented in the gut contents of bats.

Discussion

Some interesting observations on the food of the Indian false vampire, *M. lyra lyra* have been mentioned previously. Gleadow (1907) observed that the vampires survive upon birds and rodents (mice). Aitken (1907) and Mosse (1931) witnessed the bats eating bird and a lizard respectively. There are also reports of false vampires devouring the minor pipistrel, *Pipistrellus mimus mimus* (Phillip 1922). Prater (1948) reports the species preying upon other small animals as birds, frogs and fishes. In Bombay, Crag Martins (*Hirundo concolor)* and frog legs were found to be regularly included in their diet (Brosset 1962).

During present investigations and surveys, the author also encountered remains of the house sparrows (*Passer domesticus*), a serious avian pest of godowns and millets in Rajasthan, inside the roosting places of bats. On several occasions, partially eaten bodies of other bat species of fairly large sizes like *Rhinopoma microphyllum kinneari, R. hardwickei hardwickei* and *Taphozous perforatus* (which coexist with the vampires in the form of mixed population) were also found in caves etc.

The present studies of gut content analyses also reveal and confirm that besides normal insects diet as of all microchiropteran species of bats, the vampires also prefer and can thrive upon animals like amphibia, reptilia, aves and even pisces. And particularly in winter and summer months (December to May) when the flying insects are relatively less available in nature, the bats bank mostly upon vertebrate diet. While, in monsoon and post monsoon seasons the insect diet composition is nearly two times in the case of former and higher in case of later season to the vertebrate composition. This shows that the *M. lyra lyra* is primarily an insectivorous species but in absence of insects it can shift over or adapt itself to the vertebrate diet also, the feature which is not found in case of other bat species in Rajasthan.

Preference for termites during monsoon and post monsoon months well coincides with their emergence in the form of swarms after first two showers of rains in the desert. The termites are attracted towards the light and ultimately devoured by the bats, hovering on the lamp posts in search of diet. Likewise the swarms of wasps are also easily preyed upon by the vampires.

The occurrence of some prominent polyphagous pest species of crops like termites, adults of white grubs and red hairy caterpillars (Lepidoptera) in the guts of bats, show that this species is playing an important role in managing the population of these harmful insects in the natural ecosystem's food chain. Prakash (1959), observed that these bats in captivity can attack and ultimately devour the rodents (the Indian desert gerbil, *Meriones hurrianae* and common house rat, *Rattus rattus*) of fair large sizes. Thus, the vampires can also play a role in biological control of nocturnal field rodents without inflicting any damage to human population.

Acknowledgements

The author expresses his deep gratitude to the Director, Zoological Survey of India, Calcutta for providing neccessary facilities, to Dr. T. G. Vazirani, Deputy Director, Desert Regional Station, Z. S. I. for encouragment and to Shri Y. P. Sinha for identifying the bat species.

Zusammenfassung

Jahreszeitliche Änderungen in der Futterzusammensetzung der indischen Falschen Vampirfledermaus, Megaderma lyra lyra, in Rajasthan

Untersuchungen über die jahreszeitliche Zusammensetzung der Nahrung der indischen Falschen Vampirfledermaus, *Megaderma lyra lyra*, wurden in verschiedenen Gebieten Rajasthans durchgeführt. Diese Art frißt Insekten zu allen Jahreszeiten, lebt im Winter aber nur von Käfern. Zusätzlich werden verschiedene Vertebraten (Reptilien, Amphibien, Fische und sogar Vögel) erbeutet. Im Winter, und wenn im Sommer Insekten nicht in ausreichender Menge vorhanden sind, besteht die Nahrung vorzugsweise aus Wirbeltieren.

M. lyra lyra frißt eine Reihe von pflanzenpathogenen Insekten. Ihr kommt somit eine bedeutende Rolle in der biologischen Schädlingsbekämpfung zu.

References

Aitken, E. H. (1907): Do bats eat birds. J. Bombay nat. Hist. Soc. **18**, 190.

Brosset, A. (1962): The Bats of Central and Western India. Part II. J. Bombay nat. Hist. Soc. **59**, 583–624.

Gleadow, F. (1907): Bats feeding on birds. J. Bombay nat. Hist. Soc. **17**, 1020.

Mosse, A. H. E. (1931): On the food of the vampire bat (*Lyroderma lyra*). J. Bombay nat. Hist. Soc. **34**, 1053.

Murton, R. K.; Westwood, M. J.; Isaacson, A. J. (1964): Feeding habits of the Wood pigeon, *Columba palambus*, Stockdove, *Columba oenas* and Turtle dove, *Streptopelia turtur*. Ibis **106**, 177–188.

Phillips, W. W. A. (1922): Notes on the habits of some Ceylon bats. J. Bombay nat. Hist. Soc. **28**, 448–452.

Prater, S. H. (1948): The book of Indian animals. Bombay.

Prakash, I. (1959): Foods of the Indian False Vampire. J. Mammalogy **40**, 545–547.

— (1963): Taxonomic and biological observations on the bats of the Rajasthan Desert. Rec. Indian Mus. **59**, 149–170.

Sinha, Y. P.; Advani, R. (1976): Notes on food and reproduction of some Rajasthan bats. Geobios. **3**, 37–40.

Author's address: Dr. Ranjan Advani, Jr. Zoologist (Rodents) 799, Sukh Nivas, 51thChoipasn; Road Sardarpura, Jodhpur – 342001, India

A survey of gross stomach morphology in Microtinae (Rodentia: Muroidea)

By M. D. Carleton

National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C.

Receipt of Ms. 16.6.1980

Abstract

Surveyed the gross stomach morphology of 55 species from 16 genera of Microtinae (Rodentia, Muroidea). Most species represent North American forms in order to complement Vorontsov's coverage of Old World species. Some of the interesting variations in gastric strucutre include: the separation of *Dicrostonyx* from *Synaptomys*, *Myopus* and *Lemmus*; the contrast between New and Old World *Lagurus*; the similarity of the North American Water Vole to other *Microtus* and its dissimilarity to Old World *Arvicola*; the extensive diversity encountered among specimens of *Clethrionomys gapperi*. In general, data from gastric anatomy is more in accord with a multitribal classification of the Microtinae rather than a dual tribal arrangement. The functional implications of the differences in gastric anatomy are discussed.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4602-0093 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 93–108

ISSN 0044-3468/InterCode: ZSAEA 7

Introduction

Vorontsov's studies (1957, 1962, 1967) of the alimentary canal of myomorph rodents have revealed striking interspecific variation, involving not simply their dentitions but all segments of the digestive tract. Enlarging upon the earlier efforts of Toepfer (1891) and Tullberg (1899), Vorontsov's comprehensive surveys have refocused attention on both the systematic utility of such differences as well as their functional importance. Within the Muridae (Myomorpha: Muroidea), major variations of the stomach occur that are discernable at the gross anatomical level (Carleton 1973; Vorontsov 1967). In this report, I have examined gastric morphology within one subfamily of Cricetidae, the Microtinae, with an intent to include many New World forms in order to complement Vorontsov's coverage of Old World species.

Material and methods

The present study surveys 55 species representing 16 genera of microtine rodents, which are listed below together with the number of specimens examined and their general locality. Most specimens studied are contained in the University of Michigan Museum of Zoology; some are located in the American Museum of Natural History (AMNH), the National Museum of Natural History (USNM), and the University of Puget Sound Museum of Natural History (UPS).
Alticola roylei: India, Kashmir, 1 (USNM); USSR, Pamirs, 3.

Arvicola sapidus: Spain, Valencia, 1 (USNM).
A. terrestris: Belgium, Leige, 1 (USNM); Finland, Uudenmaan, 5.

Clethrionomys gapperi: Canada, Alberta, 1 (USNM); Labrador, 2 (USNM); Mackenzie, 3 (USNM); Ontario, 3; Quebec, 2; Colorado, Rocky Mtn. Nat. Park, 10; Idaho, Bonner Co., 4; Maine, Oxford Co., 2; Michigan, Alger Co., 2; Gogebic Co., 2; Marquette Co., 2; Otsego Co., 4; Montana, Park Co., 14; New York, Thompkins Co., 3; Oregon, Wallawa Co., 7; South Dakota, Pennington Co., 3; Tennessee, Cocke Co., 3 (USNM); Washington, Columbia Co., 1; Wyoming, Johnson Co., 2.
C. glareolus: Czechoslovakia, South Moravia, 1 (AMNH); England, Uttoxeter, 3 (AMNH); Finland, Uudenmaan, 7; Hungary, Batorliget, 2; West Germany, Niedersachsen, 4 (AMNH).
C. occidentalis: Oregon, Coos Co., 1 (UPS).
C. rufocanus: Korea, near Pammol, 3 (USNM).
C. rutilus: Alaska, Anchorage, 6; Nulato River, 1; Tonzona, 3 (USNM).

Dicrostonyx groenlandicus: Canada, Manitoba, 2.
D. hudsonius: Canada, Labrador, 1 (USNM).

Ellobius alaicus: USSR., Kirgiz SSR., 2.
E. fuscocapillus: Iran, Chesme Sangi, 2.
E. lutescens: USSR., Armenian SSR., 1.
E. talpinus: USSR, Kazakh SSR., 1; Tien Shan, 1.

Eothenomys melanogaster: Burma, Chimeli Pass, 3 (AMNH); Taiwan, Chuei-feng, 5 (USNM).

Hyperacrius fertilis: India, Kashmir, 1 (USNM).

Lagurus curtatus: Washington, Douglas Co., 3.

Lemmus lemmus: Norway, 3; USSR., Alexandrovskaya, 1.
L. obensis: USSR, Siberia, Plaver Bay, 1 (USNM).
L. sibiricus: Alaska, Point Barrow, 4.

Microtus afghanus: USSR., Turkmen SSR., 1.
M. arvalis: West Germany, Niedersachsen, 3.
M. californicus: California, San Mateo Co., 7.
M. chrotorrhinus: Canada, Quebec, 2 (USNM).
M. fortis: USSR, Primorskiy Kray, 1.
M. fulviventer: Mexico, Oaxaca, 5.
M. gregalis: USSR, Chitinskaya, 2.
M. guatemalensis: Mexico, Chiapas, 2.
M. longicaudus: Montana, Carbon Co., 3.
M. mexicanus: Mexico, Jalisco, 10.
M. miurus: Alaska, Kivilina, 3.

M. montanus: Wyoming, Johnson Co., 6.
M. nivalis: Iran, Teheran, 1 (USNM).
M. ochrogaster: Montana, Carbon Co., 3.
M. oeconomus: Hungary, Pest, 1.
M. oregoni: Oregon, Tillamook Co., 5.
M. pennsylvanicus: Michigan, Washtenaw Co., 5.
M. pinetorum: North Carolina, Wiles Co., 5.
M. quasiater: Mexico, Hidalgo, 4.
M. richardsoni: Montana, Park Co., 3.
M. savii: Italy, Tuscany, 1 (USNM).
M. sikimensis: Nepal, Kashua Khola, 2.
M. socialis: Iran, Chesme Sangi, 2.
M. subterraneus: Hungary, Komarom, 1.
M. townsendii: Washington, Mason Co., 2.
M. xanthognathus: Alaska, Yukon Highway, 5.

Myopus schisticolor: USSR., North Ural Mts., 1.

Neofiber alleni: Florida, Alachua Co., 3.

Ondatra zibethicus: Michigan, Washtenaw Co., 2.

Phenacomys albipes: Oregon, Coos Co., 3 (UPS); Lane Co., 1 (UPS).
P. intermedius: Canada, Quebec, 1 (USNM); Colorado, Rocky Mtn. Nat. Park, 2; Montana, Park Co., 1.
P. longicaudus: California, Humboldt Co., 2 (UPS); Mendorino Co., 1 (UPS); Sonoma Co., 2 (UPS); Oregon, Benton Co., 1 (UPS); Curry Co., 2 (UPS).
P. silvicola: Oregon, Tillamook Co., 3 (UPS).

Prometheomys schaposchnikovi: USSR, Georgian SSR, 1.

Synaptomys cooperi: Michigan, Washtenaw Co., 5.

The above-listed whole carcasses (all adults) were initially fixed in 10% buffered formalin or 70% alcohol and then stored in 70% buffered alcohol. Stomachs were removed for examination, bisected along the mid-frontal plane, and the contents washed out. Observations were made with a Baush and Lomb stereozoom microscope (10X–30X). I prepared the semidiagramatic line drawings using a camera lucida. Anatomical terms employed in the description are defined as follows (see Fig. 1):
Incisura angularis – the pronounced angle formed by the dextral junction of the esophagus and stomach;
corpus – that section of the stomach to the left of the incisura angularis;
antrum – that section of the stomach to the right of the incisura angularis;
fornix ventricularis – the portion of the corpus that extends cranially beyond the level of the gastroesophageal junction;
bordering fold – a ridge or flap of cornified tissue that marks the juncture of glandular epithelium and cornified squamous epithelium, the two kinds of mucosal linings evident at the gross anatomical level.

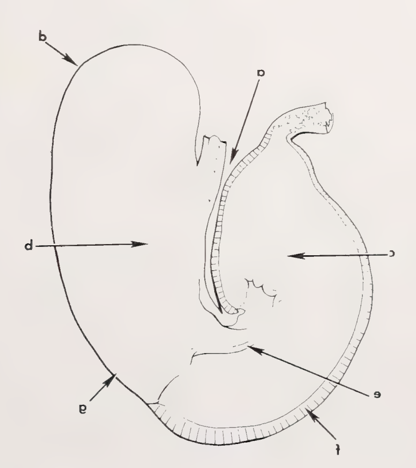


Fig. 1. The stomach of *Neofiber alleni* (UMMZ No. 110456) illustrating the following anatomical features: a = incisura angularis; b = corpus; c = antrum; d = fornix ventricularis; e = bordering fold; f = glandular epithelium; g = cornified squamous epithelium

Descriptions

Variation in three anatomical features accounts for most interspecific differences in gross configuration of the stomach. These features are: 1. the relative depth of the incisura angularis; 2. the development of finger-like projections on the free margin of the bordering fold; 3. the distribution of cornified squamous and glandular epithelia. In order to facilitate a concise description of the many forms examined, the nature of the variation encountered in each of these characters is described first and then summarized by species in the table.

The degree of compartmentation of the stomach is largely correlated with the depth of the incisura angularis. In certain forms, such as *Synaptomys cooperi* (Fig. 2 A), the incisura angularis is shallow and barely extends beyond the gastroesophageal opening. In this condition, the corpus and antrum are broadly continuous, and the stomach is basically a single compartment. In most specimens examined, I observed a deeper incisura angularis that extends at least one-half of the distance between the gastroesophageal junction and an opposite point on the greater curvature (Figs. 1 and 3). Such a pronounced incisura angularis forms a wall that partially divides the corpus from antrum and imparts a conspicuous bilocular configuration to the stomach. In the stomach of certain forms, for example, *Alticola roylei* (Fig. 2 B), the incisura angularis is intermediate to these two extremes.

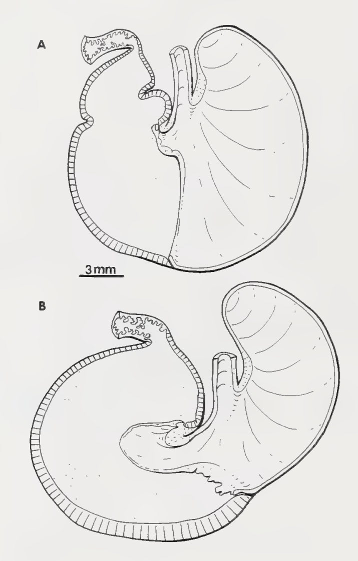


Fig. 2. A: The unilocular-hemiglandular stomach of *Synaptomys cooperi* (UMMZ No. 110434) and B: an intermediate stomach grade as exemplified by *Alticola roylei* (UMMZ No. 110405)

The bordering fold is situated at the junction of the cornified squamous and glandular epithelia and affords an easily discernable line of demarcation between them. In several species, for example, *Clethrionomys gapperi* (Fig. 5), this fold is a simple flap with its free edge even and smooth. In most specimens, however, the edge of the bordering fold is emarginate with short processes projecting over the glandular epithelium (Figs. 3 and 4). These processes are dentate or lobate in shape and usually are restricted to the left side of the glandular epithelium on the greater curvature. In examples of *Phenacomys,* the processes encompass much of the perimeter of the bordering fold that surrounds the diminuitive glandular zone. The four species examined contrast in the extent of the bordering fold that exhibits these finger-like projections. The right side of the bordering fold has small, poorly-defined projections in specimens of *P. intermedius*; no such processes occur on the dorsal and ventral aspects of the fold in this species (Fig. 4 A). The entire rim of the bordering fold is dissected with elongate, filiform processes in the stomach of *P. albipes* (Fig. 4 c). The distribution of bordering fold pro-

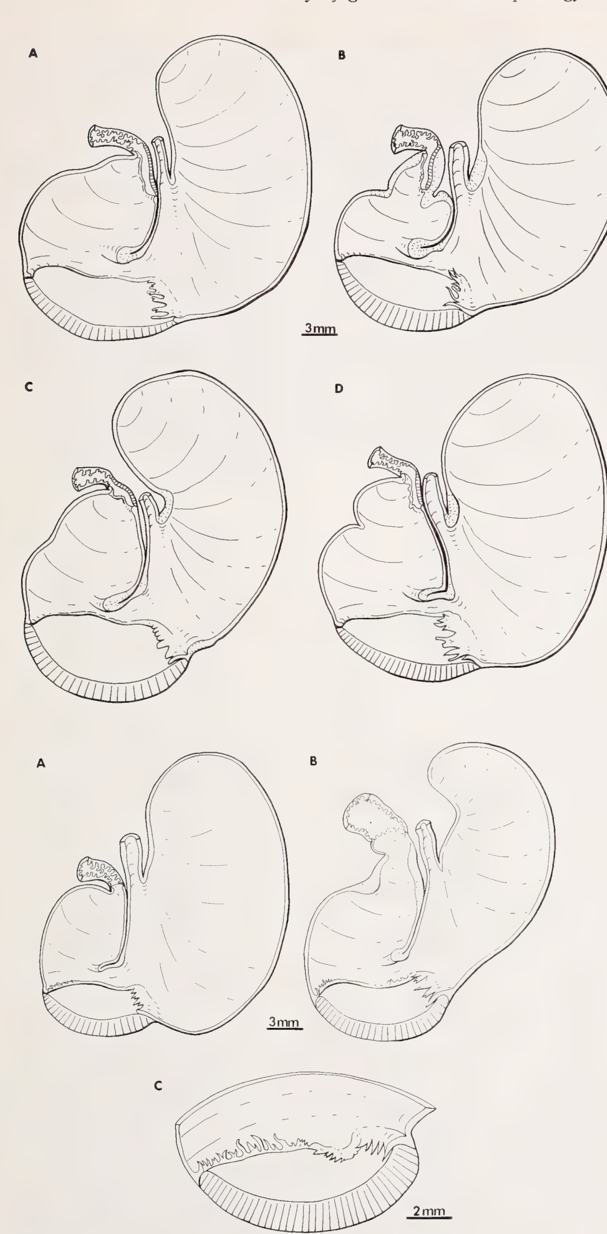


Fig. 3. Stomach morphology in four species of *Microtus.* A: *M. (Pedomys) ochrogaster* (UMMZ No. 110309); B: *M. (Chilotus) oregoni* (UMMZ No. 115618); C: *M. (Aulacomys) richardsoni* (UMMZ No. 110306); D: *M. (Pitimys) quasiater* (UMMZ No. 113098)

Fig. 4. Gastric structure in A: *Phenacomys intermedius* (UMMZ No. 110241) and B: *P. longicaudus* (UPS No. 5110); C: Enlargement of the glandular zone in *P. albipes* (UPS uncat.) showing the elongate processes of the bordering fold

cesses seen in examples of *P. longicaudus* and *P. silvicola* is intermediate to that observed in the above-mentioned species (Fig. 4B).

The distribution of glandular and cornified squamous epithelial linings varies greatly among the species examined. The largest extent of glandular epithelium was observed in the lemmings *Myopus schisticolor, Lemmus lemmus, L. obensis, L. sibiricus,* and *Synaptomys cooperi.* In these forms, glandular epithelium occupies the entire antral half of the stomach while cornified epithelium lines the corpus (Fig. 2A). Thus, the bordering fold approximately bisects the stomach on a line from the apex of the incisura angularis to an opposite point

on the greater curvature. Previously, I characterized this type of stomach as the hemiglandular condition (CARLETON 1973). The smallest area of gastric glandular epithelium occurs in *Dicrostonyx groenlandicus, D. hudsonius, Lagurus curtatus, Prometheomys schaposhnikovi* and species of *Phenacomys*. In examples of these, the glandular epithelium is restricted to a circular zone located on the greater curvature in the antral portion of the stomach (Fig. 4). The remainder of the stomach is covered with cornified squamous epithelium. I have termed this type of stomach the discoglandular condition (CARLETON 1973).

The apportionment of glandular epithelium in most species examined is intermediate to the hemiglandular and discoglandular plans. At least three intermediate grades can be discerned. In one, as exemplified by the stomach of *Alticola roylei* (Fig. 2B), some cornified epithelium penetrates the antrum to the right of the incisura angularis but the majority of the antrum is coverd with glandular epithelium. In another grade, as seen in *Clethrionomys gapperi* (Fig. 5C), cornified epithelium lines approximately half of the antrum. A third grade is exhibited by *Ondatra zibethicus* and species of *Microtus*, which possess a small narrow patch of glandular epithelium on the lesser curvature near the pyloric orifice, in addition to the discoglandular zone on the greater curvature (Fig. 3).

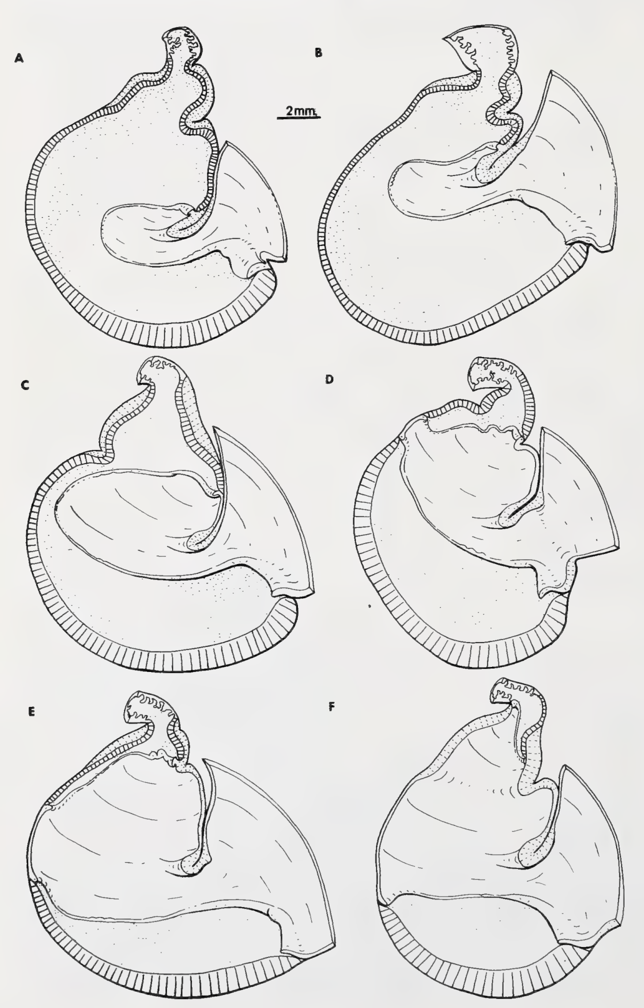


Fig. 5. Variation in extent of glandular epithelium in *Clethrionomys* (only the antral half of the stomach is portrayed). A: *C. glareolus* (UMMZ No. 97673); B: *C. gapperi saturatus* (UMMZ No. 75398); C: *C. g. gaspeanus* (UMMZ No. 108542); D: *C. g. gapperi* (UMMZ No. 55293); E: *C. g. gapperi* (UMMZ No. 87052); F: *C. g. gapperi* (UMMZ No. 87053)

Morphological state of the incisura angularis (IA), bordering fold (BF) and glandular zone (GZ) in stomachs of microtine rodents. Character state numbers are defined in the description

Species	Anatomical feature			Authority[1–10]
	IA	BF	GZ	
Alticola roylei	1	1	1	1,10
Arvicola sapidus	1	1	1	1
Arvicola terrestris	1	1	1	1,8,9,10
Aschizomys lemminus	?	?	1	10
Clethrionomys gapperi	2	0	1,2,3	1
Clethrionomys glareolus	2	0	1	1,6
Clethrionomys occidentalis	2	0	1	1
Clethrionomys rufocanus	2	0	1	1,6,10
Clethrionomys rutilus	2	0	3	1,5
Dicrostonyx groenlandicus	2	1	4	1,3
Dicrostonyx hudsonius	2	1	4	1
Dicrostonyx torquatus	2	?	4	10
Ellobius alacius	1	0	2–3	1
Ellobius fuscocapillus	2	0	2	1
Ellobius lutescens	2	0	2	1,10
Ellobius talpinus	1	0	2–3	1,9
Eothenomys melanogaster	2	0	1	1
Hyperacrius fertilis	2	0	3	1
Lagurus curtatus	2	1	4	1,3
Lagurus lagurus	1	1	1	3,10
Lagurus luteus	1	1	1	10
Lemmus amurensis	?	0	4	10
Lemmus chrysogaster	2	1	4	10
Lemmus lemmus	0	0	0	1,9
Lemmus obensis	0	0	0	1
Lemmus sibiricus	0	0	0	1,3
Microtus abbreviatus	2	1	3	7
Microtus afghanus	2	1	3	1
Microtus agrestis	2	1	3	9
Microtus arvalis	2	1	3	1,8
Microtus californicus	2	1	3	1
Microtus carruthersi	2	1	4?	10
Microtus chrotorrhinus	2	1	3	1
Microtus fortis	2	1	3	1,10
Microtus fulviventer	2	1	3	1
Microtus gregalis	2	1	3	1
Microtus guatemalensis	2	1	3	1
Microtus gud	2	1	4?	10
Microtus hyperboreus	2	1	4?	10
Microtus longicaudus	2	1	3	1
Microtus mexicanus	2	1	3	1,4
Microtus miurus	2	1	3	1
Microtus montanus	2	1	3	1
Microtus nivalis	2	1	3	1
Microtus ochrogaster	2	1	3	1
Microtus oeconomus	2	1	3	1
Microtus oregoni	2	1	3	1
Microtus pennsylvanicus	2	1	3	1,5
Microtus pinetorum	2	1	3	1
Microtus quasiater	2	1	3	1
Microtus richardsoni	2	1	3	1
Microtus savii	2	1	3	1
Microtus sikimensis	2	1	3	1

Extensive variation in gastric morphology was observed among specimens of *Clethrionomys*, particularly the New World form *C. gapperi*. As reported by Vorontsov (1962) and Orlov (1968), the Old World species *C. glareolus* and *C. rufocanus* possess stomachs with a slight amount of cornified epithelium in the antrum (Fig. 5 A). Additional samples of *C. glareolus* and *C. rufocanus* that I have examined agree with their descriptions and show no intraspecific variation. The one specimen of *C. occidentalis* available also fits this gastric pattern. On the other hand, the stomach of *C. rutilus* is discoglandular (Orlov 1968). Examples of *C. gapperi* completely bridge the difference between the gastric pattern found in *C. glareolus, C. rufocanus,* and *C. occidentalis* and that seen in *C. rutilus* (Fig. 5B–F). This variation occurs within populations of *C. gapperi* as well as between them; for example the two specimens portrayed in Figs. 5E and 5F are from the same locality in Ontario.

In three instances, my findings disagree with previous reports on microtine gastric anatomy. These discrepancies involve the forms *Lemmus lemmus, L. obensis,* and *Myopus schisticolor* described by Vorontsov (1962, 1967). He portrays a reduced area of glandular epithelium in these species while my observations reveal a hemiglandular pattern. Tullberg (1899) studied *Myodes (= Lemmus) lemmus* and his representation of the stomach of that form concurs with my observations. Furthermore, Dearden (1969) has histologically examined the stomach of *L. trimucronatus (= sibiricus)* and demonstrated a basically hemiglandular distribution. I have not studied the other species of *Lemmus* that Vorontsov (1962) figures as having diminutive areas of glandular epithelium. The stomach of my one example of *Myopus schisticolor* is clearly hemiglandular.

To recapitulate my observations on gross stomach morphology of microtine rodents, I have enumerated below the various states of morphological development observed in the incisura angularis, bordering fold, and area of cornified and glandular epithelia together with a code number for each state (Table 1). This tabulation includes species reported in the literature but not studied here. Where I could not determine precisely the anatomical configuration from the figures and/or descriptions of the authors, I have indicated a question mark

Table continued

Species	Anatomical feature IA	BF	GZ	Authority[1–10]
Microtus socialis	2	1	3	1
Microtus subterraneus	2	1	3	1
Microtus townsendii	2	1	3	1
Microtus ungurensis	2	1	4?	10
Microtus xanthognathus	2	1	3	1
Myopus schisticolor	0	0	0	1
Neofiber alleni	2	0	1	1,9
Ondatra zibethicus	2	0	3	1,2
Phenacomys albipes	2	2	4	1
Phenacomys intermedius	2	1	4	1
Phenacomys longicaudus	2	2	4	1
Phenacomys silvicola	2	2	4	1
Prometheomys schaposhnikovi	2	0	4	1,10
Synaptomys cooperi	0	0	0	1

1 = species surveyed herein
2 = Bensley 1902
3 = Dearden 1969
4 = Genest-Villard 1968
5 = Golley 1966
6 = Orlov 1968
7 = Rausch and Rausch 1968
8 = Toepfer 1891
9 = Tullberg 1899
10 = Vorontsov 1962, 1967

next to the coded state. The order of character states observes my interpretation of evolutionary polarities.

Incisura angularis: shallow (0); intermediate (1); deep (2).

Bordering fold: smooth (0); emarginate, processes concentrated on left rim of fold (1); emarginate, processes encompass entire rim of fold (2).

Glandular zone: hemiglandular (0); intermediate grade I (1); intermediate grade II (2); intermediate grade III (3); discoglandular (4).

Discussion

Variation in gastric morphology has been more thoroughly documented for the Microtinae than for any other major complex of Muroidea. No anatomical feature has been found peculiar to the stomachs of microtines that serves to distinguish them as a group separate from other muroids. An emarginated bordering fold is known to occur only in some microtines, but this elaboration is not ubiquitous. As a group, microtines exhibit the same evolutionary modifications in gastric anatomy evident in some other muroid assemblages. These include reduction in area of glandular mucosa (and concomitant augmentation of cornified epithelium) and increase in depth of the incisura angularis, imparting a bilocular condition (Toepfer 1891; Bensley 1902; Vorontsov 1957, 1962, 1967; Genest-Villard 1968; Carleton 1973). An increase in volume of the fornix ventricularis seemingly has accompanied change in the incisura angularis; however, this is difficult to demonstrate satisfactorily in view of the extreme distensibility of that section of the corpus, which varies according to the amount of food contained. Changes in the distribution of gastric mucosa, depth of the incisura angularis and size of the fornix ventricularis generally have evolved simultaneously, but this is not always true (Carleton 1973).

Lemmings of the genera *Lemmus, Myopus* and *Synaptomys* possess basically unilocular-hemiglandular stomachs, the most generalized plan observed among microtines. Such a pattern occurs in all Gerbillinae examined, most Nesomyinae, most South American and Palearctic Cricetinae, and some neotomine-peromyscines (Carleton 1973; Dorst 1972; Vorontsov 1967). The majority of Murinae studied to date also display this morphology (Genest-Villard 1968; Tullberg 1899; Vorontsov 1962), but too few species of this vast group have been surveyed to allow generalization. The association of these three genera on the basis of similarity in gastric structure concurs with their previous alignment based on other data (Hinton 1926; Hooper and Hart 1962; Kesner 1977).

Examples of most microtines studied have stomachs with at least some diminution of the glandular zone and a more strongly pronounced incisura angularis (Table 1). Many, but not all, species with a reduced glandular complement also have an emarginate bordering fold, clearly a derived trait. No processes were observed on the bordering fold of forms having hemiglandular stomachs.

The bilocular-discoglandular stomach found in the collared lemming *Dicrostonyx* distinguishes it from other lemmings. Although traditionally placed in the same tribe as *Lemmus* and *Synaptomys* (Lemmi of Miller 1896 or Lemmini of Simpson 1945), numerous authors have drawn attention to the distinctiveness of *Dicrostonyx* (Hinton 1926; Hooper and Hart 1962; Kesner 1977; Kretzoi 1955). Information derived from gastric morphology further emphasizes its fundamental separation from the other genera of lemmings.

The stomach observed in examples of *Lagurus curtatus* contrasts with that seen in *L. lagurus* and *L. luteus.* This divergence exceeds that recorded for any other genus of Microtinae, with the exception of *Clethrionomys* (see below). Thomas (1912) diagnosed the subgenus *Lemmiscus* to contain the North American form *curtatus,* based on its longer tail and the occurrence of four prisms (instead of five as in Old World *Lagurus*) in the lower third molar. Davis (1939) proposed elevation of *Lemmiscus* to generic status, listing many characters

(among them development of a stapedial canal, complexity of the third molar, lack of cement, and presence of an antitragus) by which *Lemmiscus* differs as much from typical *Lagurus* as from *Microtus*. However, DEARDEN (1958, 1959) found no basis for generic segregation of *curtatus* from *Lagurus*, and this opinion has prevailed in the recent literature (JONES et al. 1975). The distinction in gastric anatomy again raises the question of the relationship of *curtatus* to Old World *Lagurus* and how best to express that relationship taxonomically.

Species of *Microtus* are remarkably uniform in stomach morphology. Species sampled include representatives of the subgenera *Aulacomys, Blanfordimys, Chilotus, Chionomys, Herpetomys, Pedomys, Phaiomys, Pitimys* and *Stenocranius*, many of which have been variously treated as separate genera. Examples of all, including the nominative subgenus *Microtus*, have basically discoglandular stomachs with emarginate bordering folds (although species differ in the shape of these fimbriations- Fig. 3). The astonishing point of resemblance, however, is the persistence of what appears to be a remnant of gastric glandular mucosa near the pyloric orifice in all specimens of *Microtus* examined.

The status of the North American water vole *richardsoni* deserves mention in view of its conformity in gastric structure to other *Microtus* and divergence from species of *Arvicola*. Although usually classified in the subgenus *Aulacomys* of *Microtus* (ELLERMAN 1941; HALL and KELSON 1959), MILLER (1896) placed the North American form together with Old World water voles in *Arvicola* (treated then as a subgenus of an expansively-defined genus *Microtus*). Furthermore, a link with Eurasian *Arvicola* has been suggested by studies of dentition (ZIMMERMAN 1955), the glans penis (HOOPER and HART 1962), dermal sebaceous glands (QUAY 1968), behavioral drum-marking (JANNETT and JANNETT 1974) and comparative myology (KESNER 1977), and recent faunal listings have acknowledged this body of evidence for allocation of *richardsoni* to *Arvicola* (JONES et al. 1975). The generic assignment of *richardsoni* obviously carries significant import because of its zoogeographic implications. The issue clearly merits reexamination based not only on the distinction in gastric anatomy but also on the cranial and dental similarities that led systematists to associate *richardsoni* with species of *Microtus*.

Clethrionomys has been cited as the genus that embraces species most closely approximating the primitive morphotype of Microtinae (HOOPER and HART 1962). In form of the stomach, however, that distinction rests with *Synaptomys, Myopus* and *Lemmus*. Nonetheless, *Clethrionomys* is unique in the amount of inter- and intraspecific variation encountered. One species in particular, North American *C. gapperi*, contains morphological grades that span the differences observed between other species in the genus (namely *rutilus* versus *glareolus, rufocanus* and *occidentalis*) or between other genera of microtines. I cannot detect any geographical trend in gastric morphology, but the material at hand is too scattered and limited in sample size to discern such.

The most elaborate bordering folds were observed in examples of *Phenacomys* (Fig. 4), in which much or all of the fold is conspicuously serrated. JOHNSON (1973) employed this character, among others, to argue for generic separation of *Arborimus (albipes, longicaudus* and *silvicola*) from *Phenacomys intermedius*. The bordering fold in the former three species is more complicated than that in *intermedius*, yet the difference is only one of degree. Both *longicaudus* and *silvicola* are intermediate to *albipes* and *intermedius* with regard to pronouncement of this feature, which by itself does not constitute convincing evidence for generic recognition of *Arborimus*.

Data from gastric morphology is more in accord with the multitribal division of the microtines proposed by HOOPER and HART (1962), rather than the traditional dual tribal system, that is, Lemmi and Microti (MILLER 1896; HINTON 1926; ELLERMAN 1941). Support for the former arrangement is reflected in the hiatus between *Dicrostonyx* and *Synaptomys-Myopus-Lemmus* and the distinctiveness of *Neofiber* and *Ondatra*. *Clethrionomys, Eothenomys, Aschizomys* and *Alticola* are closely similar. *Hyperacrius*, except for its lack of fimbria on the bordering fold, and *Phenacomys* more closely resemble *Lagurus curtatus* and spe-

cies of *Microtus.* Nonetheless, the possibility of widescale parallelism in gastric adaptations must be admitted, as underscored by the occurrence of many species with a reduced glandular zone, some having emarginated folds (*Dicrostonyx, Lagurus, Phenacomys* and *Microtus*), some not (*Ondatra, Hyperacrius* and *Prometheomys*).

Within the Muroidea, microtines are recognized as consummate herbivores. Their trends in gastric adaptations have been analogized to those of ruminant artiodactyls and the need to accomodate large quantities of food rich in cellulose (Vorontsov 1962, 1967). Indeed, microtine species are customarily relegated to an herbivorous trophic role in ecological studies of small mammals and investigations of competition within a rodent community. In view of their entrenched reputations as herbivores, it at first disturbs one's intuition to discover that microtines tested in the lab consistently demonstrated a higher digestive efficiency on a diet of seeds as compared to vegetative parts of dicotyledons and monocotyledons (Batzli and Cole 1979). Or to learn that seeds and/or insects may constitute a significant portion of a vole's diet on an annual basis (Batzli and Pitelka 1971; Gebczynska 1976; Zemanek 1972). These studies caution that the actual nutritional regimen of a small rodent may be more varied and complex than the standard trophic categories (herbivore, granivore, insectivore etc.) allow us to convey. Moreover, such investigations suggest that a straight-forward correlation of gastric anatomy and typological classifications of feeding habits, as has been attempted previously (Bensley 1902; Vorontsov 1967), is unlikely or, at least, premature given our limited comprehension of digestive processes in muroid rodents.

Vorontsov's (1962, 1967) comparison to ruminant gastric adaptations holds an immediately intuitive logic for muroid rodents. With a shift in diet from foods high in protein-lipid to ones high in cellulose, natural selection has favored a reduction of the acidic glandular zone and compartmentalization of the stomach to foster the existence of cellulolytic gastric symbionts. Microtines might qualify as the best evidence among muroids in support of Vorontsov's hypothesis, in view of their accepted herbivorous nature and the common occurrence of a chambered stomach with a reduced glandular zone within the group.

Upon closer inspection, however, Vorontsov's analogy suffers from a number of observations, some of which I have enumerated earlier (1973):

1. The stomach in most muroid rodents is not divided to the degree observed in artiodactyls or other mammals with ruminant-like digestion (Langer 1974, 1979; Moir 1968). Whereas the gastric glands are wholly segregated apart from the fermentation chamber in an artiodactyl's stomach, the reduced glandular zone in muroid rodents straddles the partition that accounts for the bipartite condition of their stomachs.
2. The area proximal to the pylorus is covered with cornified squamous epithelium in muroids having a reduced glandular area; in artiodactyls, gastric mucosa is continuous to the pyloric orifice.
3. Pyloric glands are absent from the stomachs of many muroids, particularly those that possess a discoglandular condition, but such glands are found in the abomasum of a ruminants' stomach.
4. Fermentation sites for digestion of cellulose in other mammals have evolved in two regions of the alimentary tract: the forestomach or the caecum, but are not elaborated simultaneously (Janis 1976; Moir 1968). Therefore, it is enigmatic to explain the evolution of two major fermentation vats in Muroidea because many species possess a compartmented, discoglandular stomach as well as a highly convoluted caecum. This is especially true for microtines, many of which exhibit the most strikingly sacculated caeca and elaborations of the large intestine observed among species of Muroidea (Vorontsov 1962, 1967).
5. Because metabolic requirements increase relatively more with decrease in body size, the costs associated with adoption of full-scale, ruminant-like digestion may be energetically prohibitive for animals as small as typical rats and mice (Janis 1976; Parra 1978). From this perspective, it is interesting that the muroid having the most complicated stomach, at

least for those species surveyed to date, is *Lophiomys imhausi,* which is among the largest forms of Muroidea (Vorontsov 1967).

6. Lastly, although food habits have been described adequately for only a few species of Muroidea, the known diets do not necessarily sustain that predicted on the basis of their gastric anatomy (see Carleton 1973).

The above observations, taken as a whole, challenge the analogy to ruminant gastric adaptations as an explanation of stomach modifications seen in muroid rodents. Establishment of other hypotheses must await additional basic research concerning the process of digestion in these rodents. Some of the more profitable areas of inquiry include: determination of the nature of microbial symbionts occurring in the alimentary canal and comparison of the microbial contents of the stomach and caecum; comparative histological and histochemical studies of species having different gastric types; investigations of gastric motility, direction of food passage, and rate of passage of different foodstuffs; elucidation of gastric secretory phases and acidity maintained; and finally, exposition of species' food habits that employ large sample sizes drawn throughout major seasonal fluctuations. Some of these topics for investigation are discussed further below (and see Carleton 1973).

The need for culturing and identifying gastric symbionts, on a level comparable to that undertaken for ruminant-like mammals, is crucial to substantiating Vorontsov's hypothesis. This kind of information could also address the notion that enlargement of the foregut occurred so that herbivores could harbor a microflora capable of detoxifying secondary plant compounds before they pass to absorptive regions of the intestinal tract (Freeland and Janzen 1974). Despite the abundance of muroid species, the number of such studies is appallingly few. The information available indicates a much lower diversity and density of microorganisms in comparison to that recorded for ruminant stomachs (Camain et al. 1960; Kunstyr et al. 1976). Moreover, the biochemical properties of the microorganisms isolated include hydrolysis of starch, glucose and some proteins but not the fermentation of structural polysaccharides such as cellulose and lignin. Nevertheless, this data was gathered from species (*Cricetomys gambianus* and *Rattus norvegicus*) that have a single-chambered, hemiglandular stomach. The possibility that cellulolytic bacteria exist in species with a bilocular, discoglandular stomach should be pursued.

Knowledge of gastric histology in microtines surpasses that available for any other group of Muroidea. The following species have been examined: *Clethrionomys rutilus* (Orlov 1968); *Dicrostonyx groenlandicus* (Dearden 1966, 1969); *Lagurus curtatus* and *L. lagurus* (Dearden 1966, 1969); *Lemmus sibiricus* (Dearden 1966, 1969); *Microtus pennsylvanicus* (Dearden 1966, 1969; Golley 1960); and *Ondatra zibethicus* (Bensley 1902). The stomachs of *Lemmus* and *Lagurus lagurus,* species with a broad area of glandular epithelium (hemiglandular and intermediate grade I, respectively), contain fundic, cardiac and pyloric glands, the three types commonly found in mammals (Bensley 1902). On the other hand, *Clethrionomys rutilus, Dicrostonyx, Lagurus curtatus, Microtus* and *Ondatra,* all forms with a reduced area of glandular mucosa (either intermediate grade III or discoglandular), apparently lack pyloric glands. The functional significance of the loss of pyloric glands begs for an explanation. The identity and significance of the narrow strip of glandular mucosa near the pyloric orifice also warrant attention. Dearden (1969) and Garon and Pierard (1972) have interpreted this strip as duodenal mucosa that has invaded the stomach, while Bensley (1902) and Golley (1960) labelled it as pyloric glands. The former opinion, if correct, implies profound functional modifications of the usual digestive process. However, variation in gross morphology, especially as observed in specimens of *Clethrionomys,* suggests that the narrow zone is indeed a remnant of gastric glandular epithelium, an interpretation that can be resolved easily by further histological study.

The architectural rearrangements inherent in the shift from a unilocular to a bilocular condition imply changes in gastric motility and the passage of food. The muscular walls of the corpus are thin and seemingly cannot exert substantial mechanical forces upon a bolus of

food (Golley 1960; Kunstyr et al. 1976). On the other hand, the thin, elastic nature of these walls is eminently suited to accomodate large amounts of food at a single feeding. Presumably, the distensibility and resultant storage capacity in forms with a pronounced fornix ventricularis are further enhanced.

Black and Sharkey (1970), citing Owen (1868), mentioned the presence of a reticular groove in the stomach of *Lemmus* sp., apparently the only rodent known to possess one. The reticular groove is a channel formed by muscular folds near the gastroesophageal opening and is found in ruminant artiodactyls and some other mammals with foregut fermentation. Black and Sharkey (1970) postulated that the groove occurs as an obligatory adaptation in such herbivores to shunt milk past the fermentation chambers into the abomasum of suckling young, where it is digested normally. The sulcus undoubtedly functions in this manner in young animals, yet it is equally well-developed in adults and serves as a bypass for foods not requiring fermentation (Moir 1968). I have not observed a reticular groove as a permanent feature within any species of microtine, including *Lemmus,* or other muroid examined (Carleton 1973). However, I have observed a sulcus running from the esophageal opening to the antrum in some, but never all, specimens of many species of Muroidea, suggesting that the reticular groove is a facultative adaptation in these animals. Dearden (1966) has demonstrated a complex interrelationship of smooth and striated muscle fibers at the gastroesophageal junction in some microtines and found that some longitudinal striated muscle of the esophagus even extends deeply into the incisura angularis. Thus, it is conceivable that these rodents can selectively direct swallowed food into the corpus or antrum. In this regard, I have frequently noted a striking difference in texture and appearance between foods contained in the corpus and antrum. Whether this textural contrast reflects different classes of food, for instance, insects versus seeds or green plant parts, or varying lengths of chemical action is not known.

Several lines of evidence suggest that the vast expanse of cornified epithelium in a muroid's stomach functions to sustain digestion of starch and/or glycogen rather than to provide a surface for cellulolytic microbes. The reduction of glandular epithelium could prolong the action of salivary amylase on glycogen and starch in ingested foods. In mammals with a wholly glandular stomach, salivary amylase, requiring a pH medium close to neutrality, is relatively quickly inactivated by the low pH maintained by hydrochloric acid from the fundic glands (Davenport 1966). In *Rattus norvegicus,* a species with a hemiglandular stomach, a pH of five has been recorded in the cornified area of a recently-filled stomach compared to three in the glandular region (Kunstyr et al. 1976). In addition, Kunstyr et al. (1976) discovered that salivary amylase activity in the rat greatly exceeds that recorded for humans and concluded that the forestomach (= corpus) of the rat primarily allows the continual hydrolysis of dietary carbohydrates into simple sugars. By extention, one predicts that the disparity in pH between the corpus and antrum and resultant protraction of carbohydrate digestion would be greater in a stomach with a deep incisura angularis, diminuitive glandular zone and spacious fornix ventricularis. A relationship to salivary amylase secretion is also intimated by differences in the salivary glands of some species of Muroidea and the apparent correspondence of those dissimilarities to gastric types (Siuda and Szymanska 1961; Carleton 1973). Furthermore, the need to prolong the digestion of starch in seeds is consistent with the demonstrated slower rate of seed passage through the alimentary canal in comparison to green plant parts (Kostelecka-Myrcha and Myrcha 1964) and the higher digestibility of seeds (Batzli and Cole 1979). What needs to be clarified is whether the retention time of seeds in the stomach is greater than that of green plants. In light of the retardation of seed passage, it may be worthwhile to determine the function of the processes on the bordering fold found in many microtines. Various baffles, folds and flanges have evolved in mammals with ruminant-like digestion, which impede the passage of digesta and thereby increase the time available for microbial action (Langer 1974, 1979). Although the fimbria on the bordering fold usually lie prostrate upon the glandular mucosa, they have been noted to stand erect in cer-

tain individuals, offering some obstruction between the corpus and antrum (for example, see Fig. 3 B). The fact that muscularis mucosae penetrates these processes of the bordering fold (Dearden 1969) and that they are longest and most numerous at the constriction between the corpus and antrum offers circumstantial support for a role in physically retarding the passage of a food bolus.

Are microtines consummate herbivores? Their prismatic, ever-growing molars and capacious caeca obviously reflect the importance of selection for processing fibrous plant material. Nonetheless, once a seed is husked, their hypsodont dental batteries may be equally efficacious in masticating seeds as in grinding grasses and forbs. What emerges from this review is a picture of rodents able to efficiently assimilate a wide spectrum of foodstuffs, not ones narrowly specialized on certain classes of food. On the basis of current evidence, the sum of digestive adaptations in muroid rodents argues as much, if not more, for flexibility in feeding habits as for stenotrophy, a theme developed by earlier hypotheses (Bensley 1902; Vorontsov 1962, 1967). Landry (1970) has stressed this point for the entire Order Rodentia but it bears reemphasizing especially for the Muroidea. The ability of muroid rodents to nutritionally accomodate a variety of food resources and seasonal fluctuations in availability of those resources may eventually prove a key to understanding the evolutionary success of the Muroidea relative to such groups as the Geomyoidea, Dipodoidea and Gliroidea.

Acknowledgements

I thank the curators who made specimens available for study, namely Dr. M. Johnson of the University of Puget Sound and Dr. G. G. Musser of the American Museum of Natural History. Appreciation is also extended to Peggy Gillis for typing the manuscript.

Zusammenfassung

Eine Untersuchung der Magenformen von Microtinae (Rodentia: Muroidea)

Die Magenform von 55 Microtinen-Arten (Rodentia, Muroidea) aus 16 Genera wurden untersucht. Die meisten Arten stellen – in Ergänzung zu Vorontsov's Erhebung über Arten der alten Welt – nordamerikanische Arten dar. Die Befunde ergeben: Die Trennung von *Dicrostonyx* von *Synaptomys, Myopus* und *Lemmus*; einen Gegensatz zwischen *Lagurus* der neuen und alten Welt; die Ähnlichkeit der nordamerikanischen Schermaus mit anderen *Microtus*-Arten und ihre Abweichung von *Arvicola* der alten Welt; eine große Diversität zwischen Individuen von *Clethrionomys*. Insgesamt sprechen die magenanatomischen Daten eher für eine ,,Mehrstammes-Klassifikation" als für eine ,,Zweistammes-Klassifikation" der Microtinae. Die funktionelle Bedeutung der nachgewiesenen magenanatomischen Unterschiede wird diskutiert.

Literature

Batzli, G.; Cole, F. (1979): Nutritional ecology of microtine rodents: digestibility of forage. J. Mammalogy **60**, 740–750.

Batzli, G.; Pitelka, F. (1971): Condition and diet of cycling populations of the California vole, *Microtus californicus.* J. Mammalogy **52**, 141–163.

Bensley, R. (1902): The cardiac glands of mammals. Amer. J. Anat. **2**, 105–156.

Black, J.; Sharkey, M. (1970): Reticular groove (sulcus reticuli): an obligatory adaptation in ruminant-like herbivores? Mammalia **34**, 294–302.

Camain, R.; Quenum, A.; Kerrest, T.; Goueffons, S. (1960): Considerations sur l'estomac de *Cricetomys gambianus.* Comp. R. Seanc. Soc. Biol., Paris **154**, 1578–1579.

Carleton, M. (1973): A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia, Muroidea), with comments on functional interpretations. Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan **146**, 1–43.

Davenport, H. (1966): Physiology of the digestive tract. Yearbook Med., 230 pp.

Davis, W. (1939): The recent mammals of Idaho. Caldwell, Idaho: Caxton Printers Ltd.

Dearden, L. (1958): The baculum in *Lagurus* and related microtines. J. Mammalogy **39**, 541–553.

— (1959): Meibomian glands in *Lagurus.* J. Mammalogy **40**, 20–25.

— (1966): Histology of the gastroesophageal junction in certain microtine rodents. J. Mammalogy **47**, 223–229.

— (1969): Stomach and pyloric sphincter histology in certain microtine rodents. J. Mammalogy **50**, 60–68.

Dorst, J. (1972): Morphologie de l'estomac et regime alimentaire de quelques rongeurs des hautes Andes du Perou. Mammalia **36**, 647–656.
Ellerman, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. Family Muridae, Vol. II. London: Brit. Mus. Nat. Hist., xii + 690 pp.
Freeland, W.; Janzen, D. (1974): Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. Amer. Nat. **108**, 269–289.
Garon, O.; Pierard, J. (1972): Etude morphologique comparee de l'estomac de deux rongeurs *Ondatra zibethicus* et *Marmota monax* (Mammalia: Rodentia). Canadian J. Zool. **50**, 239–245.
Gebczynska, Z. (1976): Food habits of the bank vole and phenological phase of plants in an oak-hornbeam forest. Acta Theriol. **21**, 223–236.
Genest-Villard, H. (1968): The stomach of *Lophuromys sikapusi* (Temminck) (Rongeurs, Murides), Mammalia **32**, 639–656.
Golley, F. (1960): Anatomy of the digestive tract of *Microtus*. J. Mammalogy **41**, 89–99.
Hall, E.; Kelson, K. (1959): Mammals of North America. 2 vols. New York: Ronald Press.
Hinton, M. (1926): Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. Vol. I. London: Brit. Mus. Nat. Hist.
Hooper, E. T.; Hart, B. (1962): A synopsis of recent North American microtine rodents. Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan **120**, 1–68.
Janis, C. (1976): The evolutionary strategy of the Equidae and the origins of rumen and caecal digestion. Evolution **30**, 757–774.
Jannett, F.; Jannett, J. (1974): Drum-marking by *Arvicola richardsoni* and its taxonomic significance. Amer. Midland Nat. **92**, 230–234.
Johnson, M. (1973): Characters of the heather vole, *Phenacomys*, and the red tree vole, *Arborimus*. J. Mammalogy **54**, 239–244.
Jones, J.; Carter, D.; Genoways, H. (1975): Revised checklist of North American mammals north of Mexico. Occas. Papers Mus., Texas Tech. Univ. **28**, 1–14.
Kesner, M. (1977): Myology of the cranial and pectoral appendicular regions of rodents of the subfamily Microtinae. Unpubl. Ph. D. dissertation, Univ. Massachusetts, Amherst.
Kostelecka-Myrcha, A.; Myrcha, A. (1964): The rate of passage of foodstuffs through the alimentary tracts of certain Microtidae under laboratory conditions. Acta Theriol. **9**, 37–53.
Kretzoi, M. (1955): *Dolomys* and *Ondatra*. Acta Geol. **3**, 347–355.
Kunstyr, I.; Peters, K.; Gartner, K. (1976): Investigations on the function of the rat forestomach. Lab. Anim. Sci. **26**, 166–170.
Landry, S. (1970): The Rodentia as omnivores. Quart. Rev. Biol. **45**, 351–372.
Langer, P. (1974): Stomach evolution in the Artiodactyla. Mammalia **38**, 295–314.
— (1979): Phylogenetic adaptation of the stomach of the Macropodidae Owen, 1939, to food. Z. Säugetierkunde **44**, 321–332.
Miller, G. (1896): The genera and subgenera of voles and lemmings. N. Amer. Fauna **12**, 1–84.
Moir, R. (1968): Ruminant digestion and evolution. pp. 2673–2694. In: Handbook of physiology. Alimentary canal. Vol. 5, Chapt. 126.
Orlov, V. (1968): Formation of isolating mechanisms in voles of the genus *Clethrionomys*. pp. 184–194. In: Problems of Evolution. Ed. by N. N. Vorontsov. Nauka Publ. House.
Owen, R. (1868): On the anatomy of vertebrates. Vol. 3: Mammals. London: Longmen, Green and Co.
Parra, R. (1978): Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores. pp. 205–229. In: The ecology of arboreal folivores. Ed. by G. G. Montgomery. Wash. D. C.: Smithsonian Institution Press.
Quay, W. (1968): The specialized posterolateral sebaceous glandular regions in microtine rodents. J. Mammalogy **49**, 427–445.
Rausch, R.; Rausch, V. (1968): On the biology and systematic position of *Microtus abbreviatus* Miller, a vole endemic to the St. Matthew Islands, Bering Sea. Z. Säugetierkunde **33**, 65–99.
Simpson, G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**, 1–350.
Siuda, S.; Szymanska, Z. (1961): Comparative investigations of the salivary glands of small rodents. Acta Theriol. **5**, 141–151.
Thomas, O. (1912): On mammals from Central Asia, collected by Mr. Douglas Carruthers. Ann. Mag. Nat. Hist. **9**, 391–408.
Toepfer, K. (1891): Die Morphologie des Magens der Rodentia. Morph. Jb. (Leipzig) **17**, 380–407.
Tullberg, T. (1899): Ueber das System der Nagetiere, eine phylogenetische Studie. Nova Acta R. Soc. Scient, Upsaliensis, ser. **3**, 18.
Vorontsov, N. (1957): The structure of the stomach and the relative development of parts of the intestine in Cricetinae (Rodentia, Mammalia) of the Palearctic and the New World. Dokl. Akad. Nauk SSR **117**, 1076–1079.
— (1962): The ways of food specialization and evolution of the alimentary system in Muroidea. pp. 360–377. In: Symposium Theriologicum. Publ. House Czech. Acad. Sci.

— (1967): Evolution of the alimentary system of Myomorph rodents. Publ. House Nauka.
Zemanek, M. (1972): Food and feeding habits of rodents in a deciduous forest. Acta Theriol. **17**, 315–325.
Zimmerman, K. (1955): Die Gattung *Arvicola* lac. im System der Microtinae. Säugetierkde. Mitt. **3**, 110–112.

Author's address: Dr. Michael D. Carleton, Mammal Division, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C. 20560, USA

Zur stammesgeschichtlichen Herkunft von Hylochoerus meinertzhageni Thomas (Suidae, Mammalia)

Von E. Thenius

Institut für Paläontologie der Universität Wien

Eingang des Ms. 27.5.1980

Abstract

On the origin of the giant forest hog Hylochoerus meinertzhageni Thomas (Suidae, Mammalia)

An analysis of the skull, the dentition and the ethology of the African forest hog (*Hylochoerus meinertzhageni* Thomas) suggests, that this species is a secondary forest inhabitant. This assumption is confirmed by the phyletic origin. *Hylochoerus* is an offshoot of the *Mesochoerus* (= *Kolpochoerus*)-group of the African Plio-Pleistocene, as demonstrated by Cooke and Wilkinson (1978) and Harris and White (1979). The *Mesochoerus* species occurred in a savannah-like biotop. Because *Mesochoerus limnetes* is something too specialised for an ancestor of *Hylochoerus,* an origin in the Late Pliocene is more probable than in the Lower Pleistocene.

The recurring changes of the vegetation in tropical Africa during the Pleistocene appears to be the reason of the secondary forest life of *Hylochoerus.* This secondary forest life is an explanation for the evolutionary level in the dental structure, the skull, the brain and in the ethological pattern. Therewith the day-activity is also explained.

Einleitung und Problemstellung

Das afrikanische Riesenwaldschwein (*Hylochoerus meinertzhageni* Thomas, 1904) wurde als Urwaldbewohner erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts entdeckt. Die Merkmalskombination macht die generische Trennung von den übrigen Gattungen der Suidae notwendig. *Hylochoerus* steht morphologisch in manchen Merkmalen zwischen *Potamochoerus* bzw. *Sus* einerseits und *Phacochoerus* andrerseits. Diese Merkmalskombination hat auch zu unterschiedlicher Beurteilung der taxonomischen Stellung und der stammesgeschichtlichen Herkunft von *Hylochoerus* geführt, indem diese Gattung einerseits mit der *Potamochoerus*-Gruppe in Verbindung gebracht, andrerseits als primitiver Abkömmling des *Phacochoerus*-Stammes angesehen wurde (vgl. Thenius 1970, 1979). Bereits Thomas (1904; S. 195) schreibt, daß die nähere Untersuchung von Schädel und Gebiß „indicates that the animal is a link connecting the two groups (*Potamochoerus-Sus* und *Phacochoerus*), with an undeniable and perhaps ancestral relationship to *Phacochoerus.* It would, in fact, appear to be a survivor

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4602-0108 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 108–122

ISSN 0044-3468/InterCode: ZSAEA 7

of an intermediate stage in the specialisation of the Wart-Hog, its reduced incisors, enlarged upper canines, complicated molars, and basisphenoid pits all showing a relationship to that animal, although neither the canines nor molars are so far advanced in their specialisation". Auch nach LYDEKKER (1915) steht *Hylochoerus* zwischen *Potamochoerus* und *Phacochoerus.* E.MOHR (1942; S. 180) schreibt gleichfalls, daß nur der erste Eindruck für ein Warzenschwein spricht, *Hylochoerus* jedoch in mancher Weise zwischen *Sus-Potamochoerus* und *Phacochoerus* steht.

Damit ist die Situation aufgezeigt, in der sich sowohl der Systematiker als auch der Phylogenetiker befindet, wenn es um die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen und die stammesgeschichtliche Herkunft von *Hylochoerus* geht. Welche morphologischen Merkmale sind für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen (besser) geeignet? Eine Beantwortung dieser Frage wird erschwert durch die verschiedenen Parallelerscheinungen, die sich nicht nur im Gebiß, sondern auch im Bau des Schädels (z. B. Jochbogenregion und dessen Schutzfunktion, Stirnregion und Kampfesweisen) feststellen lassen. Im Backengebiß spielt auch die Beurteilung (primär einfach oder sekundär vereinfacht) eine entscheidende Rolle, im Vordergebiß (Caninen) hingegen sind zudem ethologische Gesichtspunkte zu berücksichtigen.

In Verbindung mit der stammesgeschichtlichen Herkunft ist auch das Problem, ob das Riesenwaldschwein ein primärer oder ein sekundärer Urwaldbewohner ist, zu diskutieren; ein Problem, das bereits von LÖNNBERG (1929) in grundsätzlicher Hinsicht erörtert wurde. Immerhin schreibt THENIUS (1979; S. 201): „Das zentralafrikanische Riesenwaldschwein ist zweifellos ein sekundärer Waldbewohner", ohne jedoch dafür eine Erklärung zu geben.

Hylochoerus meinertzhageni wurde erstmals auf Grund von Schädeln und unvollständiger Fellreste dieser Art aus Kenya von dem englischen Zoologen O. THOMAS 1904 beschrieben, nachdem bereits längere Zeit vorher die Existenz eines großen schweineartigen Tieres in Zentralafrika vermutet worden war. Seither sind noch einige weitere Formen dieser Gattung als eigene Arten (BALDUCCI 1909; MATSCHIE 1906; THOMAS 1906) beschrieben worden, die heute als Angehörige – und zwar als drei bzw. vier Unterarten – einer diskontinuierlich verbreiteten Art angesehen werden, die von Liberia im Westen über Kamerun und Zaire bis nach Tansania, Kenya und Süd-Abessinien im Osten verbreitet ist (vgl. HALTENORTH 1963; d'HUART 1978).

Morphologische Kennzeichen und Verhaltensweisen von Hylochoerus meinertzhageni

Eingehende Beschreibungen bzw. eine Kennzeichnung von *Hylochoerus meinertzhageni* haben MATSCHIE (1906), BALDUCCI (1909), ZUKOWSKI (1921), BOUET und NEUVILLE (1931), MOHR (1942, 1960) und zuletzt HALTENORTH (1963) gegeben. Im Habitus fallen besonders die riesige Rüsselscheibe, große Ohren, die mächtigen infraocularen Gesichtswarzen mit den Präorbitaldrüsen, die niedrige Occipitalregion und die konkave, bei alten Männchen nackte Stirnpartie am Kopf auf. Im Gebiß ist die Kombination zwischen mächtig entwickelten Eckzähnen, etwas reduzierten Incisiven und anscheinend brachyodonten Backenzähnen bemerkenswert. Dazu kommen die stark ausladenden Jochbögen, die weit nach hinten oben verschobenen Orbitae, die breite, quadratische Stirn und das verknöcherte Nasenseptum (das mit dem Rüsselknochen verwächst) im Bau des Schädels (Abb. 1c, 2). Im postcranialen Skelett bilden die „mittleren" Metapodien (Strahl III und IV) eine funktionelle Einheit, ohne daß es jedoch zu einer Synarthrose wei bei den Metatarsalia von *Phacochoerus* bzw. von *Dicotyles* kommt.

Zu diesen morphologischen Besonderheiten kommt das Verhalten, das in mancher Hinsicht von dem der übrigen Suiden abweicht. Nach Beobachtungen in freier Wildbahn und in Gefangenschaft wühlen Waldschweine trotz großer Rüsselscheibe so gut wie nie (DÖNHOFF

1942; EWER 1958, 1970; FRÄDRICH 1967, 1968; d'HUART 1978; MOHR 1960). Dies bestätigt nicht nur die schwache Ausbildung von Ansatzstellen der Rüsselmuskulatur und der mit dem Mesethmoid verwachsene Rüsselknochen, sondern auch die verhältnismäßig langen Härchen auf der Rüsselscheibe, die beim Wühlen im Boden abgewetzt sein müßten. Die Waldschweine ernähren sich ausschließlich vegetabilisch und zwar von oberirdischen Pflanzenteilen, wie Blättern, Schlingpflanzen, weichen Grasspitzen, frischen Trieben und Früchten und verzehren daher auch kaum unterirdische Knollen und Pflanzenwurzeln. Sie lassen sich in dieser Hinsicht als ,,specialised browser" (EWER 1970) etwa mit den Rehen unter den Cerviden vergleichen, die ihre Nahrung gleichfalls mit dem Geruchsinn auswählen und weiche Pflanzenteile bevorzugen.

Interessant ist weiters, daß es bei innerartlichen Auseinandersetzungen zum Kopf-an-Kopf-Kampf, also zu Frontal- bzw. Stirnkämpfen kommt, wie sie unter den Suiden in dieser Art nur vom Warzenschwein (*Phacochoerus aethiopicus*) bekannt sind. Beim Flußschwein (*Potamochoerus*) wird der Schädel bei innerartlichen Auseinandersetzungen schräg gehalten. Beim Waldschwein stürzen die Keiler mit gesenkten Köpfen aufeinander zu und pressen dann minutenlang mit aller Kraft die Schädel aneinander (DÖNHOFF 1942). Derartige Kämpfe zählen, wie FRÄDRICH (1965, 1968) betont, zu den spezialisiertesten Kampfesweisen innerhalb der Schweineartigen. Bemerkenswert ist auch, daß der Schwanz bei der Flucht wie beim Warzenschwein steil aufgerichtet wird.

Anatomisch ist der Bau des Gehirnes durch artspezifische Merkmale bemerkenswert, wie KRUSKA (1970) nachgewiesen hat. Das Hirngewicht ist bei *Hylochoerus meinertzhageni* auffallend klein, was zweifellos mit der absoluten Körpergröße in Zusammenhang steht. Morphologisch ist das Gehirn der Waldschweine durchaus nicht als primitiv zu bezeichnen. Unter den rezenten Suiden besitzt der Hirscheber (*Babyrousa babyrussa*) von Celebes das primitivste Gehirn. Die großen Bulbi olfactorii, die flachen und relativ wenig gefurchten Großhirnhemisphären, die das Kleinhirn kaum überlappen, sind bei dieser Art als primitiv zu bezeichnen. Demgegenüber ist das Gehirn von *Hylochoerus meinertzhageni* durch reduzierte Riechkolben, intensivere Furchung der Großhirnhemisphären bei starker Ausbildung der occipitalen Hauptregion und teilweiser Überlappung des Kleinhirns spezialisiert und damit in der Evolutionshöhe fast mit dem Warzenschwein (*Phacochoerus aethiopicus*) zu vergleichen. Allerdings dokumentieren Unterschiede in der Ausbildung der Furchen, daß *Phacochoerus* einer eigenen Linie angehört, während *Hylochoerus* eher als evoluierter Angehöriger der *Potamochoerus*-Gruppe angesehen werden kann. KRUSKA bringt die bei *Phacochoerus* und *Hylochoerus* vergrößerte Ausbildung der occipitalen Hauptregion mit der unter Suiden ungewöhnlichen tagaktiven Lebensweise dieser beiden Gattungen in Zusammenhang, während bei den übrigen (meist nachtaktiven) Suiden die optische Orientierung hinter der olfaktorischen und akustischen weit zurücktritt. Wie jedoch MOHR (1960; S. 90) betont, ist der Gesichtssinn bei *Hylochoerus* nicht gut entwickelt, Geruch und besonders Gehör sind jedoch vortrefflich ausgebildet.

Vorkommen und Lebensweise des rezenten Waldschweines

Auf die heutige geographische Verbreitung und Ernährung von *Hylochoerus meinertzhageni* wurde bereits oben hingewiesen. Die Waldschweine sind ausgesprochene Tagtiere, die in Familienverbänden in Wäldern leben. Nach DÖNHOFF (1942) haben sie eine Vorliebe für Reviere, in denen dichtestes Unterholz mit offenerem Hochwald abwechselt. Die Waldschweine sind recht standortstreue Bewohner richtiger Burgen, die sie im Dickicht anlegen und die aus tunnelartigen Gängen bestehen, die an vielen Stellen zu Kesseln erweitert sind. In diesen befinden sich auch die Wurfplätze für die Neugeborenen, die als winzig und hilflos zu bezeichnen sind. Nach GRZIMEK (1963) sind die Riesenwaldschweine ausgesprochene Sonnenliebhaber.

Ihre Äsung nehmen die Waldschweine im Hochwald, auf Lichtungen, am Rand sumpfiger Partien und oft auch auf offenen, von Büschen unterbrochenen Grasflächen ein (d'Huart 1978). Letzteres ist besonders dann der Fall, wenn nach Grasbränden der Trockenzeit mit dem ersten Regen das frische Gras zu wachsen beginnt, denn sie verzehren – wie bereits erwähnt – vom Gras nur die frischen, weichen Spitzen.

Die versteckte Lebensweise der Waldschweine im Urwald war mit der Grund, weshalb diese Großsäugetiere so spät und zwar erst nach dem Okapi, von den Zoologen entdeckt wurden.

Die gegenwärtige Verbreitung von *Hylochoerus* ist somit an ausgesprochene Urwaldgebiete gebunden und, entsprechend deren heutiger Ausdehnung, nicht zusammenhängend, sondern diskontinuierlich. Dies läßt – eine gleiche Lebensweise vorausgesetzt – die Annahme zu, daß das Verbreitungsgebiet der Waldschweine einst zusammenhängend war, wie es auch für andere Arten angenommen wird. Wie bei allen Säugetieren der afrikanischen Hyläa erhebt sich jedoch die Frage, ob die Waldschweine primäre Urwaldbewohner sind, oder ob eine sekundäre Besiedlung dieses Lebensraumes anzunehmen ist, indem die Stammformen Bewohner des offenen Geländes waren, wie es etwa für das Okapi zutrifft (Lönnberg 1929). Eine Frage, die nicht nur mit den vorzeitlichen Vorläufern von *Hylochoerus,* sondern auch mit der einstigen Vegetationsentwicklung und damit der Paläoklimatologie in engem Zusammenhang steht.

Während des Pleistozäns kam es zu einem wiederholten Wechsel von Kalt- und Warmzeiten, die sich in den höheren geographischen Breiten als Glazial- und Interglazialzeiten bemerkbar machten. Erstere waren mit der Bildung von richtigen Inlandeisschilden auf der nördlichen Hemisphäre verbunden. In den niedrigen Breiten Afrikas kam es – abgesehen von Gebirgsstöcken, wie etwa dem Kilimandscharo, Mount Kenya und Ruwenzori, die vergletschert waren – zu einem Wechsel von Pluvial- und Interpluvialzeiten, über deren altersmäßige Parallelisierung mit Kalt- und Warmzeiten diskutiert wird. Früher setzte man allgemein die Pluvial- oder Regenzeiten mit den Glazialzeiten gleich. Moreau (1933, 1963, 1966), der sich in Verbindung mit der Verbreitung der heutigen Avifauna mit diesen Fragen über Jahrzehnte hinweg beschäftigt hat, unterscheidet auf Grund der Untersuchungen von Wayland (1930) und Leakey (1931, 1948) an Seen (Nakuru- und Elmenteita-See) im ostafrikanischen Grabenbruchsystem mehrere Pluviale (Kagerian, Kamasian, Kanjeran und Gamblian), die mit den Glazialzeiten der gemäßigten Breiten gleichgesetzt werden. Dazu kommen noch kleinere Feuchtphasen, wie das Makalian und Nakuran im Post-Gamblium. Auch Eisentraut (1973), der sich auf Grund faunistischer Untersuchungen in Westafrika und auf Fernando Poo mit dem Problem der diskontinuierlichen Verbreitung von Montanwaldelementen unter den Wirbeltieren befaßt hat, setzt die tropischen Pluvialzeiten mit den Glazialzeiten der höheren geographischen Breiten gleich.

Neuere, durch ^{14}C-Datierungen gestützte sedimentologische Untersuchungen an See- und Flußablagerungen und im Randbereich der Ozeane sprechen dafür, daß die Pluvialzeiten nicht, wie meist angenommen, einfach den Kaltzeiten entsprechen, sondern mit Warmzeiten in den gemäßigten Breiten gleichzusetzen sind. Allerdings sind – wie van Zinderen Bakker (1976) auf Grund von Studien in Südafrika sowie van Zinderen Bakker und Maley (1979) nach Befunden aus Nordafrika betonen – nicht nur außertropische und tropische Bereiche, sondern auch innerhalb dieser (z. B. Sahara-Region) Verschiedenheiten festzustellen. Nur im tropischen Bereich entsprechen die Glazialzeiten den trockeneren Interpluvialzeiten.

So sind Kaltzeiten nicht durch höhere Feuchtigkeit, sondern durch Trockenheit ausgezeichnet (Fairbridge 1965; vgl. auch Schwarzbach 1974). Allerdings sind regionale, durch die geographische Breite bedingte Unterschiede vorhanden, wie Street und Groove (1976) gezeigt haben. Sie stehen mit der Intensität der Niederschläge in Zusammenhang, die wiederum vom Verlauf bzw. der Ausdehnung der Westwind- und Passatwind-Gürtel abhängig ist. Nach den Untersuchungen der Nilablagerungen durch Fairbridge hat sich ge-

zeigt, daß die tropischen Regen während des Spät-Würm nahezu zum Stillstand kamen und Sahara-Dünen mindestens 1000 km südlicher lagen als gegenwärtig. Erst vor 11 000 Jahren kam es wieder zu stärkeren Regenperioden und die Nordgrenze der Monsunregenfälle verschob sich (in Nordafrika) um 2000 bis 3000 km nach Norden und begann die Sahara in eine Art Savanne zu verwandeln, die noch im Neolithikum anhielt, wie etwa die zahlreichen Felszeichnungen belegen. Dies wird bestätigt durch die Untersuchungen von SARNTHEIM (1977) über die Sahara-Flugsande im angrenzenden Bereich des Atlantik. Die Zeit des letzten Höchststandes der Würm-Eiszeit entspricht einer richtigen Trockenzeit und damit einem Interpluvial. Auch die fossilen Grundwässer der Sahara bestätigen dies, indem sie aus der Zeit zwischen 21 000 und 14 000 Jahren fehlen (HAXEL 1976). Zwischen 11 000 und 5000 Jahren vor der Zeitwende herrschte dagegen eine feuchte Periode in Nordafrika (ROGNON und WILLIAMS 1977).

Wenngleich auch über die altersmäßige Einstufung und Parallelisierung der früheren Pluvial- und Interpluvialzeiten des Pleistozäns noch Probleme bestehen (vgl. HEINE 1978), so ist für das hier diskutierte Problem allein der wiederholte Wechsel von solchen Klimaperioden wesentlich.

Zu den Pluvialzeiten waren die Urwälder durch die tropischen Monsunregen wesentlich ausgedehnter als gegenwärtig und reichten als kontinuierliches Areal von Westafrika über die ostafrikanische Grabenzone bis zur Ostküste. In den trockenen Interpluvialzeiten schrumpften die Urwälder auf ein geringeres Areal als gegenwärtig und es kam zur Aufspaltung in einzelne, voneinander getrennte Urwaldgebiete. Dadurch wurde die Bildung von Arten bzw. von Unterarten, wie sie gegenwärtig vom Waldschwein (*H. m. ivoriensis, H. m. rimator, H. m. meinertzhageni*) bekannt sind, eingeleitet. Eine derartige Schrumpfung der Urwaldgebiete ist zuletzt für den Höchststand der jüngsten Kaltzeit (21 000 bis 12 000 Jahre) anzunehmen. Dies gilt auch für weite Teile des Kongobeckens, wie pedologische Untersuchungen gezeigt haben (HEINZELIN 1952). Am Ende des „Middle Pleistocene" treten verbreitet windverfrachtete Sande auf, deren Entstehung bei einer dichten Bewaldung unmöglich ist. Nach MOREAU (1966) ist ein *Brachystegia*-Trockenwald oder eher sogar eine *Acacia-Commiphora*-Savanne anzunehmen. Dies bedeutet – entgegen der einstigen Auffassung, wonach die afrikanische Hyläa während des Pleistozäns keinen Schwankungen ausgesetzt war –, daß auch der Regenwald gegenüber seiner heutigen Ausdehnung zeitweise stark geschrumpft war (BOOTH 1954; FLENLEY 1979; LIVINGSTONE 1980). In Verbindung damit ist das Vorkommen fossiler Formen, die als Vorläufer von *Hylochoerus* in Betracht kommen, bemerkenswert. Diese werden im übernächsten Kapitel besprochen.

Gebißanalyse von Hylochoerus meinertzhageni

Für die Beurteilung der stammesgeschichtlichen Herkunft des Riesenwaldschweines ist die Gebißdifferenzierung und der Bau der Molaren von entscheidender Bedeutung. Dabei ist besonders die Frage nach der Evolutionshöhe wichtig und damit die Entscheidung, ob es sich um ursprüngliche oder abgeleitete Merkmale handelt.

Die Zahnformel lautet 1 1 2–3 3 / 2–3 1 1–2 3 und zeigt damit wohl die Reduktion im Bereich des Vordergebisses und der Prämolaren an, ohne jedoch die morphologische Rückbildung bei letzteren zum Ausdruck zu bringen. Nach der Zahnformel ist das Gebiß von *Hylochoerus* stark abgeleitet und entspricht weitgehend jenem von *Phacochoerus*, doch sind auch hier bedeutende morphologische Unterschiede vorhanden. Der Zahnverlust setzt im Bereich der Incisiven relativ früh ein und nach der Ausbildung bzw. Abnutzung hat man – mit MOHR (1960) – den Eindruck, als hätten die oberen Incisiven nur wenig Bedeutung. Die meist in der Vierzahl vorhandenen Mandibularincisiven konvergieren etwas und bilden eine funktionelle Einheit. Sie stehen waagrecht in der breiten phacochoeroiden Symphyse. Sie sind jedoch etwas länger als bei *Phacochoerus*.

Die mächtigen, ausladenden und wurzellosen C sup. erinnern gleichfalls an *Phacochoerus,* sind jedoch nur oberseits glatt bzw. gefurcht; an der Unterseite sind sie ähnlich *Potamochoerus* und *Hippopotamus* stark gerieft. Sie stehen weitgehend waagrecht und nicht in einem Winkel wie bei *Phacochoerus aethiopicus* und werden auch nicht wie bei dieser Art zum Graben verwendet. Die C inf. zeigen einen verrucosen Querschnitt. Sie wurzeln – ähnlich wie bei *Phacochoerus* – sehr flach in der Symphysenregion und weichen damit sowohl von *Sus* als auch von *Potamochoerus* ab. Der Abschliff durch die C sup. macht sie zu spitzen, scharfkantigen und dadurch gefährlichen Waffen.

Die Prämolaren sind nicht nur nach der Zahl, sondern auch nach der Größe stark reduziert. Eine Evolutionstendenz, die bei *Phacochoerus* noch weiter fortgeschritten ist. Umriß und Ausbildung der Krone variieren sehr stark, wie dies bei in Reduktion befindlichen Organen immer wieder beobachtet werden kann. Entsprechend der Variabilität sind die Auffassungen über die Homologisierung der Zähne dieser Kategorie geteilt. Nach THOMAS (1904) sind die P^4 bei *Hylochoerus meinertzhageni* nicht ausgebildet, da der letzte Zahn jeweils dem D^4 bzw. P^3 entsprechen soll. Wie nicht nur die bei BOUET und NEUVILLE (1931) abgebildeten Exemplare, sondern auch Originalmaterial aus der Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums Wien erkennen läßt, ist das Milchgebiß mit D 1–3 gut ausgebildet, während von den Prämolaren gelegentlich nur zwei im Oberkiefer und einer im Unterkiefer angelegt werden und in Funktion treten. Bei den adulten Individuen sind es meist nur stark abgenützte Reste. Form und Umriß des P^4 variieren derart, daß eine Beschreibung im einzelnen überflüssig ist. Wie COOKE und WILKINSON (1978) erwähnen, kommt es bei einer geringen Zahl von Individuen (deren geographische oder unterartliche Zusammengehörigkeit jedoch nicht untersucht ist) zu einer Molarisierung des P^4 mit zwei Höckerreihen ähnlich den M sup. Der P^3 ist ein meist einhöckriger und zweiwurzeliger Zahn, was auch – sofern vorhanden – für den etwas kleineren P^2 zutrifft. Der P^4 ist gleichfalls fast stets einspitzig und zweiwurzelig. Der P^3 variiert sehr stark und ist meist einhöckrig. Meist sind zwei Alveolen für zwei Wurzeläste vorhanden.

Das Molarengebiß ist vollständig, doch kommt es in der Regel bei den erwachsenen Individuen zur völligen Abnützung der M^1. Die Krone der beiden vorderen Molaren ist als brachyodont, jene der M^3 hingegen als hypsodont zu bezeichnen. Die mesio-distale Länge der vier Haupthöcker ist bedeutend kürzer als ihre Höhe (Abb. 1). Unter Einschluß des Talons vom M^3 erreicht die Kronenhöhe allerdings nicht seine Länge (31:42 mm). Diese Feststellung ist zweifellos neu, sind doch die Molaren von *Hylochoerus meinertzhageni* bisher durchwegs als brachyodont bezeichnet worden (vgl. LYDEKKER 1915; BOUET und NEUVILLE

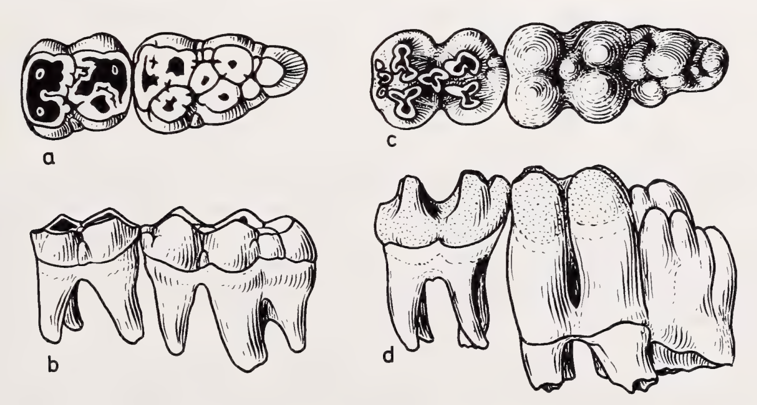


Abb. 1. M^2 und M^3 dext. von *Potamochoerus porcus* (a, b) und *Hylochoerus meinertzhageni* (c, d) von occlusal (oben) und buccal (unten). Beachte Hypsodontie des M^3 bei *Hylochoerus.* Punktierung = Zement. 1/1 nat. Größe. Orig. Naturhist. Museum Wien, Säugetiersammlung No. 5378 (a, b) und No. 3275 (c, d)

1931; Mohr 1960; d'Huart 1978). Auffällig sind weiter die mesio-distale Streckung der Krone, deren linguo-buccale Einschnürung, der starke Zementbelag im Kronenbereich und die durch eine Art der Abkauung entstehende Lophodontie der Zahnkrone, wodurch sich *Hylochoerus* von sämtlichen rezenten Suiden unterscheidet (vgl. Herring 1980). Die Zahnhöckerpaare sind durch weite Abstände voneinander getrennt, da die medianen Zwischenhöcker relativ niedrig ausgebildet sind bzw. durch die Abkauung niedrig gehalten werden. Sie bilden eine Art (niedriges) Längsjoch, das die Höckerpaare untereinander verbindet. Die linguo-buccale Einschnürung ist an den M^3 am deutlichsten ausgeprägt. Bei den im Keimzustand befindlichen Zähnen sieht man, daß diese Einschnürung durch das pfeilerartige Wachstum der Höcker bedingt ist. Die Talon(id) ,,höcker" sind im Querschnitt rundlich bis oval, die Haupt,,höcker" variieren etwas und zeigen meist Einschnürungen, die besonders bei der buccalen Zahnhälfte entfernt an ein Kleeblattmuster erinnern. Der Schmelz selbst ist dünner als bei *Potamochoerus*.

Demnach unterscheiden sich die Molaren von *Hylochoerus* deutlich von jenen sämtlicher übriger rezenter Suiden. Bemerkenswert ist auch die kräftige Ausbildung von Talon und Talonid an den $M\frac{2}{2}$ und $M\frac{3}{3}$. An den $M\frac{3}{3}$ erreichen Talon und Talonid die halbe Kronenlänge. Am M^3 sind zumindest zwei Paar Talonhöcker ausgebildet, die durch die Abkauung als zusätzliche Joche wirken.

Wie Ewer (1958, 1970) ausführt, sind bei *Hylochoerus* nur hackende und nicht kauende Kieferbewegungen möglich. Sie dokumentieren die tiefgreifenden Unterschiede gegenüber *Phacochoerus,* die nicht nur im Bau der Molaren, sondern auch im Unterkiefer und im Kiefergelenk zum Ausdruck kommen. Der Ramus ascendens ist bei *Hylochoerus* niedrig und wie bei *Potamochoerus* gebaut, im Gegensatz zum hohen bei *Phacochoerus*.

Nach der Ernährungsweise bietet sich ein Vergleich mit Mastodonten unter den Proboscidiern an (z.B. *Gomphotherium angustidens*), doch sind bemerkenswerte Unterschiede vorhanden, welche die Sonderstellung von *Hylochoerus* und damit auch ihre stammesgeschichtliche Entwicklung unterstreichen.

Analysiert man das Backengebiß von *Hylochoerus meinertzhageni,* so scheint ein gewisser Widerspruch zwischen der Ausbildung der Zähne und ihrer Funktion vorzuliegen. Bei herbivoren Formen ist die Tendenz zu einer Vergrößerung der Kaufläche festzustellen, die oft mit einer Molarisierung der Prämolaren verbunden ist. Letzteres ist allerdings bei den Suiden – im Gegensatz zu den Tayassuiden –, wenn man vom P^4 absieht, nicht der Fall. Bei den Suiden werden vor allem die $M\frac{3}{3}$ verlängert und die Höcker können zu richtigen Säulen umgestaltet werden, wie es bei *Phacochoerus* der Fall ist. Dabei werden nicht nur die Prämolaren mehr und mehr reduziert, sondern auch die vorderen Molaren abgenützt, so daß bei dieser Gattung nur mehr die $M\frac{3}{3}$ funktionell sind. Mit der zunehmenden Hypsodontie der einzelnen Zahnhöcker wird auch die Zementablagerung verstärkt, so daß im Zusammenhang mit der Umstellung von einem Quetsch- zu einem Kaugebiß durch die Abkauung eine richtige Kauebene an den Molaren entsteht. Eine Evolution, die mit einer Verlagerung des Kiefergelenkes Hand in Hand geht.

Eine derartige Entwicklung ist bei *Hylochoerus* zweifellos angebahnt. Sie ist umso erstaunlicher, wenn man bedenkt, daß es sich um Weichpflanzenfresser handelt und um Schweine mit vertikalen und nicht auch seitlichen Kieferbewegungen. Zur Ausbildung des Backengebisses kommt noch die Reduktion der Incisiven, die jener von *Phacochoerus* ähnlich ist. Eine Deutung dieser Widersprüchlichkeiten wird in Verbindung mit fossilen Formen zu geben versucht.

Einstige Verbreitung von Hylochoerus und vermutliche fossile Vorfahren

Die Fossildokumentation von *Hylochoerus meinertzhageni* ist außerordentlich dürftig. Lediglich aus dem Jung-Pleistozän von Ostafrika (Kenya) sind einige spärliche Reste bekannt geworden (Harris und White 1979). Die ältesten Reste von *Hylochoerus* stammen aus dem mittleren Pleistozän von Kenya (Kanjera und Kagua). Sie sind von Leakey (1958) als *Hylochoerus antiquus* beschrieben worden, doch erlauben die spärlichen Reste des Holotypus von Kanyera (Mandibelfragment mit M_{2-3}) kaum eine Abtrennung von *Hylochoerus meinertzhageni.* Der Rest von Kagua (Mandibel) ist unpräpariert und gehört nach Harris und White (1979) möglicherweise zu *Mesochoerus,* zeigt jedoch hylochoerine Züge. *Hylochoerus euilus* Hopwood (1926) aus dem Pliozän der Kaiso-Formation (Uganda) und *H. grabhami* Hopwood (1929) aus dem Pleistozän vom Weißen Nil (Sudan) sind hingegen keine Angehörigen der Gattung *Hylochoerus,* sondern zu *Notochoerus* bzw. *Mesochoerus limnetes* zu stellen (vgl. Harris und White 1979). Beide „*Hylochoerus*"-Arten beruhen auf isolierten letzten Mandibularmolaren, die nicht nur stark variabel, sondern auch durch den Grad der Abkauung starken morphologischen Änderungen unterworfen sind.

Die Seltenheit fossiler Reste von *Hylochoerus* steht zweifellos mit dem Vorkommen der rezenten Art in Zusammenhang. Reste waldbewohnender Arten werden wesentlich seltener fossil als Bewohner der offenen Landschaft bzw. aquatische Formen.

Aus dem Plio-Pleistozän Afrikas sind jedoch zahlreiche, heute meist ausgestorbene Suiden beschrieben worden, die auf verschiedene Gattungen bezogen werden (Ewer 1958; Leakey 1958, 1965; Cooke 1978; Harris und White 1979). Allerdings sind zahlreiche „Gattungen" nicht berechtigt, da sie entweder auf unzulänglichen Resten begründet oder durch sexuelle Differenzen vorgetäuscht wurden bzw. auf verschiedenen Resten beruhen, deren artliche Zusammengehörigkeit nicht erkannt wurde (z. B. *Promesochoerus, Ectopotamochoerus, Orthostonyx*; vgl. Thenius 1969; Harris und White 1979). Auch über die Berechtigung bzw. Synonymie verschiedener weiterer Genera (*Kolpochoerus, Potamochoeroides, Stylochoerus*) wird diskutiert. Dies hängt einerseits mit der Variabilität der betreffenden Formen zusammen, andrerseits – soweit es sich um Formen handelt, die auf Backenzähnen beruhen – um lediglich durch die Abkauung vorgetäuschte Unterschiede im Molarenmuster.

Die intensive Grabungstätigkeit in den plio-pleistozänen Ablagerungen Ostafrikas (Olduvai, Omo-Becken, Turkana-Region, Baringo- und Kaiso-Gebiet) in den letzten Jahren hat unsere Kenntnis von der damaligen Fauna und damit auch der Suiden bedeutend erweitert.

Wenn man von *Potamochoerus* und *Phacochoerus* absieht, so ist es einerseits die *Nyanzachoerus-Notochoerus*-Gruppe, andrerseits sind es *Metridiochoerus, Stylochoerus* und *Potamochoeroides* als Angehörige der *Phacochoerus*-Gruppe und schließlich die *Mesochoerus*-Gruppe. Die erstgenannte Gruppe verschwindet mit hochspezialisierten *Notochoerus*-Arten (*N. capensis, N. euilus, N. scotti*) noch während des Pleistozäns wieder, wobei die jüngsten Arten als evoluierteste Angehörige nicht nur im Bau des Schädels etwas an *Phacochoerus* erinnern, sondern auch im Vorder- und Backengebiß durch die Reduktion einzelner Zähne bzw. durch die Hypsodontie der Molaren als Savannenbewohner ausgewiesen sind. Die etwas divergierenden Spezialisationen im Schädel und Gebiß zeigen jedoch, daß es sich um eine eigene Linie handelt, die nicht mit *Phacochoerus* in Verbindung gebracht werden kann (vgl. Cooke und Wilkinson 1978). Auch die Differenzierung des Massetermuskels spricht nach Herring (1980) für eine eigene, auf ein *Sus* ähnliches Muster zurückgehende Entwicklung.

Damit ist bereits angedeutet, daß der Nachweis mehr oder weniger vollständiger Schädel wesentlich zur Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der plio-pleistozänen Suiden beigetragen hat. Ursprünglich beruhten die Auffassungen über die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der fossilen afrikanischen Suiden praktisch nur auf Gebißresten. Diese neigen jedoch sehr zu Parallel- und Konvergenzerscheinungen, so daß der Bau

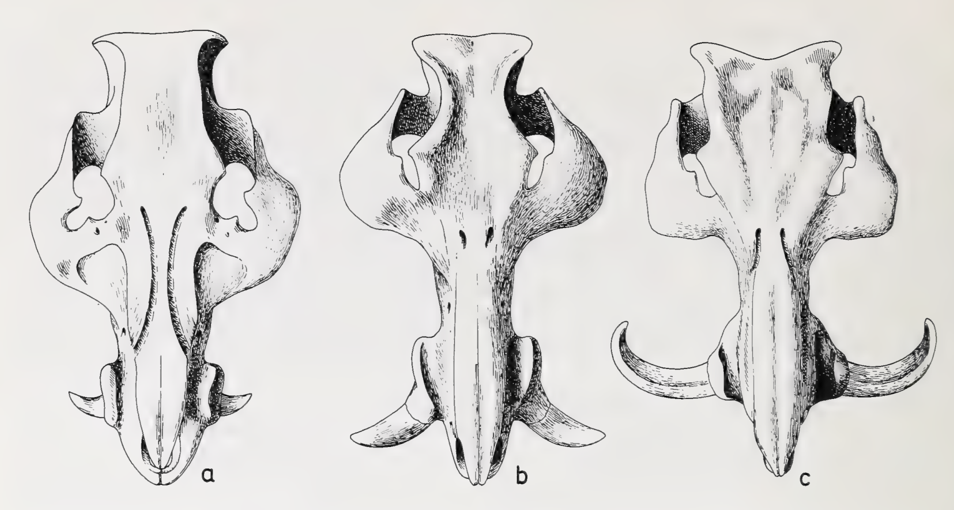


Abb. 2. Schädel (Dorsalansicht) von *Microstonyx antiquus* aus dem Jung-Miozän (Pannon) des Wiener Beckens (a), *Mesochoerus* (= *Kolpochoerus*) *limnetes* aus dem Jung-Pliozän Afrikas (b) und *Hylochoerus meinertzhageni*, rezent (c). Auf gleiche Länge gebracht. Beachte Ausbildung von Jochbogen und der Stirn

der Schädel mit zahlreichen zusätzlichen Merkmalen und „trends" eine etwas fundiertere Basis liefert.

Allerdings neigt auch der Bau des Schädels zu Parallelerscheinungen, die zweifellos mit einer ähnlichen Funktion in Zusammenhang stehen. So kommt es innerhalb verschiedener Linien zur Verbreiterung der Jochbögen, zur Verlagerung der Orbitae in Richtung Hinterhaupt und zur flächigen Ausbildung der Stirn (s. Abb. 2–4). Lediglich Unterschiede im Detail bzw. die abweichenden Merkmalskombinationen und Evolutionstendenzen ermöglichen konkrete Aussagen über die vermutlichen verwandtschaftlichen Zusammenhänge. Interessant ist, daß eine ähnliche Stirnverbreiterung und Ausladung der Jochbögen auch bei *Microstonyx*-Arten im Jung-Miozän zu beobachten ist, zu der noch die Verlagerung der Orbitae kommt (Abb. 4 a, b). Bei *Microstonyx antiquus* aus dem älteren Jung-Miozän (Pannon) ist der Fazialschädel gegenüber dem Hirnschädel relativ kurz, die Stirn eher schmal (Abb. 2 a), bei *M. major* (= „*erymanthius*") aus dem jüngeren Jung-Miozän (Pont) ist der Fazialschädel verlängert, die Stirn breit und die Orbitae sind ähnlich *Phacochoerus* nach hinten oben verlagert (Abb. 3 a und 4 b). *Microstonyx antiquus* ist nach dem Vorkommen und der Begleitfauna ein Waldbewohner, *M. major* hingegen eine Savannenform. Die Backenzähne sind brachyodont, die C sup. jedoch trotz gut entwickelter Alveolarkämme (Cristae alveolares) stark reduziert (s. Thenius 1972). Dadurch, durch die Lage der Orbitae und durch die gut ausgebildete Incisura infraorbitalis ist *Microstonyx* deutlich höher evoluiert als *Hylochoerus*. Letztere spricht für stark entwickelte Präorbitaldrüsen. Es sind jedoch reine Parallelerscheinungen zu den genannten plio-pleistozänen Suiden.

Bei *Nyanzachoerus* aus dem Mio-Pliozän Afrikas ist das Backengebiß brachyodont, das Molarenmuster potamochoerid, doch kommt es bei den P_3^3 und P_4^4 zu einer Vergrößerung ähnlich *Conohyus* bzw. *Tetraconodon*. Damit ist ein Evolutionstrend aufgezeigt, der von dem bei *Hylochoerus* völlig abweicht. Die Jochbögen hingegen zeigen bei den ♂♂ Individuen eine starke Verbreiterung ähnlich *Hylochoerus*, wie auch die Stirnfläche breit entwikkelt ist. Bei *Nyanzachoerus jaegeri* aus dem Pliozän kommt es zu einer beginnenden Hypsodontie im Molarenbereich, doch bleibt das Kiefergelenk in potamochoerider Position.

Notochoerus (Abb. 3b, 4e) des Plio-Pleistozäns, das von *Nyanzachoerus* abgeleitet wird, ist durch eine Reduktion der I sup. und der Prämolaren, durch die Verlagerung der Orbitae

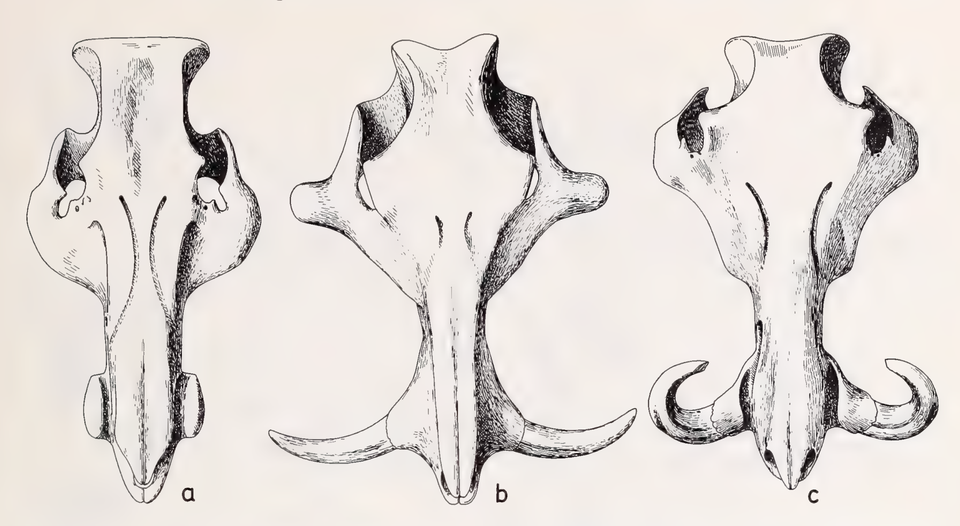


Abb. 3. Schädel (Dorsalansicht) von *Notochoerus eulius* aus dem Jung-Pliozän Afrikas (b), *Microstonyx major* aus dem Jung-Miozän (Pont) Europas (a) und *Phacochoerus aethiopicus*, rezent (c). Auf gleiche Länge gebracht. Beachte Ausbildung von Jochbogen und Stirn

nach hinten oben und durch die Verlängerung und die stärkere Hypsodontie der Molaren (vor allem der $M\frac{3}{3}$) sowie die stärkere Einschnürung der Molaren„höcker" deutlich höher evoluiert, zeigt jedoch in der Ausbildung der Jochbögen eine eigene Evolutionstendenz (Abb. 3). Die Lage des Kiefergelenkes scheint gegenüber jener bei *Nyanzachoerus* kaum verändert. Immerhin ist eine phyletische Ableitung von primitiveren *Nyanzachoerus*-Arten (z. B. *N. jaegeri*), wie sie von Cooke und Wilkinson (1978) und Harris und White (1979) angenommen wird, möglich.

Die erwähnte Spezialisierung der Prämolaren (bei *Nyanzachoerus*) bzw. des Schädels (bei *Notochoerus*) schließen direkte stammesgeschichtliche Beziehungen zu *Hylochoerus* aus.

Bei *Metridiochoerus* aus dem Plio-Pleistozän, dessen Typus-Art *M. andrewsi* auf einem $M\frac{3}{}$ beruht, kommt es zu einer fortschreitenden Reduktion der Prämolaren und der I sup. bei gleihzeitiger Hypsodontie der Molaren. Allerdings ist eine linguo-buccale Einschnürung der Molaren kaum oder nur schwach entwickelt; dies gilt besonders für die Arten mit stärker hypsodonten Molaren (z. B. *M. andrewsi, M. compactus* und „*M.*" *modestus*). Charakteristisch ist weiters die Fusion der zu Säulen umgeformten Kronenelemente kurz nach dem Beginn der Abkauung und die verzögerte Wurzelbildung. Bei *Metridiochoerus andrewsi* sind auch deutliche phacochoerine Züge im Bau des Schädels (z. B. Verlagerung der Orbitae und des Kiefergelenkes) und Unterkiefer (z. B. kurze, breite Symphyse) vorhanden, doch erinnert die breite Stirnfläche an *Hylochoerus. Metridiochoerus* ist vor allem durch die Ausbildung der Molaren und des Kiefergelenkes zu spezialisiert, um als Stammform von *Hylochoerus* in Betracht zu kommen. Demgegenüber läßt sich *Phacochoerus* von *Metridiochoerus* ableiten, was auch die wechselnde Zuordnung der Art *modestus* zu *Metridiochoerus* bzw. *Phacochoerus* verständlich macht. Mit „*Potamochoeroides*" und *Stylochoerus* sind weitere pliopleistozäne Genera dieser Gruppe genannt, die gleichfalls auf Grund ihrer Merkmalskombination als Ahnenformen von *Hylochoerus* auszuschließen sind. Nach Harris und White (1979) sind es Synonyma von *Metridiochoerus.*

Von *Mesochoerus* aus dem Plio-Pleistozän (mit *M. limnetes* als Typusart, Abb. 2b, 4c) sind verschiedene Arten beschrieben worden. *M. limnetes,* die Typusart, beruht auf einem $M\frac{3}{}$ aus der pliozänen Kaiso-Formation von Uganda. Wie Cooke (1978) feststellt, ist *Mesochoerus* Shaw und Cooke (1941) als jüngeres Synonym von *Kolpochoerus* van Hoepen und



Abb. 4. Schädel (Lateralansicht) von *Microstonyx antiquus* (a), *M. major* (b), *Mesochoerus* (= *Kolpochoerus*) *limnetes* (c), *Hylochoerus meinertzhageni* (d), *Notochoerus euilus* (e) und *Phacochoerus aethiopicus* (f). Auf gleiche Länge gebracht. Beachte gleichsinnige Verschiebung der Orbitae bei *Microstonyx*, *Notochoerus* und *Phacochoerus*

van Hoepen (1932) eigentlich nicht valid. Da jedoch die Gattung *Kolpochoerus* in einer Publikation in Afrikaans veröffentlicht wurde, wäre dies nach Harris und White (1979; S. 36) ein klarer Fall zur Aufhebung der nomenklatorischen Regeln. Hier wird der Name *Kolpochoerus Mesochoerus* vorgezogen. *Kolpochoerus* zeigt im Bau des Schädels durch die breiten und ausladenden Jochbögen, die breite Stirnregion, die relativ langen und spitzen Nasalia sowie die breite und flache Symphyse bemerkenswerte Übereinstimmung mit *Hylochoerus* (vgl. Abb. 2b, 4c). Auch die Position des Kiefergelenkes entspricht jener von *Hylochoerus.* Das Gebiß von *Kolpochoerus* ist – soweit bekannt – mit der Zahnformel $\frac{3\ 1\ 3-4\ 3}{3\ 1\ \ 3\ \ 3}$ vollständiger als bei *Hylochoerus.* P$\frac{3}{3}$ und P$\frac{4}{4}$ sind gut entwickelt, die Molaren sind brachyodont bis subhypsodont ausgebildet. Bei *Kolpochoerus afarensis* aus dem mittleren Pliozän sind die Molaren zwar brachyodont und seitlich eingeschnürt, doch fehlt ihnen die für *Hylochoerus* typische Verlängerung und die Hypsodontie der M$\frac{3}{3}$. Bei *Kolpochoerus limnetes* des Jung-Pliozäns ist zwar die beginnende Hypsodontie und eine starke Verlängerung der M$\frac{3}{3}$ festzustellen, doch fehlt sowohl die Verlängerung der vorderen Molaren als auch ihre seitliche Einschnürung. Da außerdem die Prämolaren bei dieser Art eher kräftiger entwickelt sind als bei *Kolpochoerus afarensis,* liegt eine von *Hylochoerus* etwas abweichende Evolutionstendenz vor, die auch für die pleistozänen *Kolpochoerus*-Arten (*K. olduvaiensis, K. paiceae = sinuosus*) zutrifft. In Anbetracht der Merkmalskombination scheint mit Cooke (1976) eine stammesgeschichtliche Herkunft der Gattung *Hylochoerus* von *Kolpochoerus* sehr wahrscheinlich, allerdings dürfte diese nicht, wie Harris und White (1979) annehmen, aus weniger progressiven *K. limnetes*-Formen im Altquartär erfolgt sein, sondern praktisch vor Entstehung dieser Art und damit im Pliozän (Abb. 5).

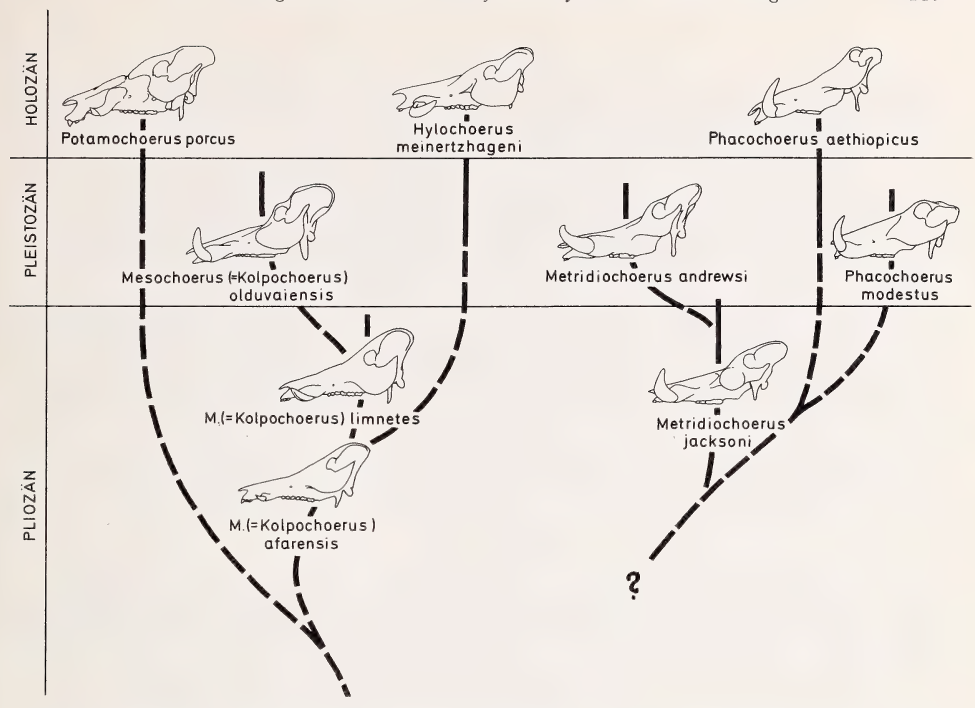


Abb. 5. Vermutliche stammesgeschichtliche Zusammenhänge der Gattungen *Potamochoerus, Hylochoerus* und *Phacochoerus.* In Anlehnung an COOKE und WILKINSON (1978) verändert umgezeichnet

Wie das Vorkommen und die Begleitfauna von *Kolpochoerus afarensis* und von *K. limnetes* vermuten lassen, waren beide Arten Bewohner der offenen Landschaft. *K. limnetes* war über ganz Afrika verbreitet (Marokko, Sudan, Nordost-, Ost- und Südafrika), was gleichfalls eher für einen Savannen-, als Waldbewohner spricht.

Unter Berücksichtigung obiger Befunde werden nunmehr vor allem jene morphologischen, ethologischen und physiologischen Besonderheiten des rezenten Waldschweines verständlich, die bei Annahme einer ständig urwaldbewohnenden Lebensweise nicht zu erklären sind. Geht man von der Annahme aus, daß die Vorfahren von *Hylochoerus meinertzhageni* Savannenbewohner gewesen sind, so läßt sich nicht nur die Hypsodontie der M_3^3 und die seitliche Einschnürung und Verlängerung der Molaren als Hinweis auf die beginnende Säulenzähnigkeit deuten, die sekundär wieder etwas abgeschwächt wurde, sondern auch das phacochoeroide Vordergebiß (Incisivenreduktion) und die mit dem (evoluierten) Frontalkampf in Zusammenhang stehende breite Stirnfläche des Schädels. Weiters wird auch die tagaktive Lebensweise – ähnlich *Phacochoerus aethiopicus* – verständlich. Schließlich findet damit auch der geringe Reifegrad der Neugeborenen, die in richtigen Gebüsch,,kesseln" zur Welt kommen, seine einleuchtende Erklärung. Für die einstigen Vorfahren als Freilandbewohner kann angenommen werden, daß die Wurfplätze in Höhlen lagen und die Neugeborenen daher keine richtigen ,,Nestflüchter" waren. Auch der bei Flucht senkrecht aufgerichtete Schwanz kann als einstige Anpassung an das Leben in einer offenen Landschaft aufgefaßt werden.

Ergebnisse

Eine Analyse des Gebisses und des Schädelbaues von *Hylochoerus meinertzhageni* führt zu dem Ergebnis, daß diese gegenwärtig diskontinuierlich in mittelafrikanischen Wäldern verbreitete Art als sekundärer Waldbewohner anzusehen ist. Diese Auffassung wird gestützt durch die Fossildokumentation. Fossilfunde aus dem Pliozän Afrikas bestätigen die schon von Cooke und Wilkinson (1978) und Harris und White (1979) vertretene Auffassung, daß *Hylochoerus* von *Mesochoerus* (= *Kolpochoerus*) abzuleiten ist und damit einer eigenen Linie angehört, die weder mit *Phacochoerus* noch mit *Potamochoerus* direkt verwandt ist. Die Linie selbst ist wohl auf Formen ähnlich *Potamochoerus* und *Sus* zurückzuführen. Allerdings wird *Hylochoerus* nicht von *Kolpochoerus limnetes* des jüngsten Pliozän abgeleitet, sondern als bereits vorher abgezweigte Linie angesehen. Die Vorfahren waren Bewohner der offenen Landschaft. Während des Pleistozäns kam es in Afrika zu klimatisch bedingten Arealverschiebungen der Vegetation, die zu einer sekundär waldbewohnenden Lebensweise führten.

Sie erklärt manche morphologische und ethologische Besonderheiten von *Hylochoerus meinertzhageni*, die bei einem primären Urwaldbewohner nicht verständlich sind.

Danksagung

Für Überlassung von Vergleichsmaterial bin ich Herrn Dr. Dipl. Ing. K. Bauer, Direktor der Zoologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien, zu Dank verpflichtet. Herrn Norbert Frotzler danke ich für die Anfertigung der Schädelskizzen, Frau Mag. Chr. Schweifer für Literaturbeschaffung.

Zusammenfassung

Hylochoerus meinertzhageni ist von der *Mesochoerus-* (= *Kolpochoerus-*)Gruppe des afrikanischen Plio-Pleistozäns abzuleiten. *Hylochoerus* ist demnach Angehöriger einer eigenen, im Plio-Pleistozän von *Potamochoerus* und *Phacochoerus* getrennten Linie, die bisher nur aus Afrika bekannt geworden ist. Gegenüber der von Cooke und Wilkinson (1978) und Harris und White (1979) vertretenen Auffassung, wonach *Hylochoerus* erst im Altpleistozän aus *M. limnetes* hervorgegangen sei, erscheint eine bereits im jüngsten Pliozän erfolgte Abtrennung wahrscheinlicher.

Da die Stammformen Bewohner der offenen Landschaft waren, ist *Hylochoerus* als sekundärer Urwaldbewohner zu bezeichnen. Dies erklärt auch verschiedene morphologische Besonderheiten bzw. das Evolutionsniveau im Gebiß, Schädel, Gehirn und im Verhalten sowie die tagaktive Lebensweise.

Als Ursache für das sekundäre Waldleben können die starken Vegetationsverschiebungen während des Pleistozäns angesehen werden, die auch den tropischen Regenwald betrafen. Es liegt hier eine ähnliche Situation wie bei *Okapia* vor.

Literatur

Balducci, E. (1909): Di una nuova species de *Hylochoerus*. Firenze Publ. R. Ist. Stud. super. 1–17.

Booth, A. H. (1954): The Dahomey Gap and the mammalian fauna of the West African forests. Rev. Zool. Botan. Afr. **50**, 305–314.

Bouet, G.; Neuville, H. (1931): Recherches sur le genre „*Hylochoerus*". Arch. Mus. Nation. Hist. natur. (6) **5**, 215–303.

Cooke, H. B. S. (1976): Suidae from the Plio-Pleistocene strata of the Rudolf Basin. In: Earliest Man and environment at the Lake Rudolf Basin. Ed. by Coppens, Y. et al. 251–263.

— (1978): Pliocene-Pleistocene suidae from Hadar, Ethiopia. Kirtlandia **29**, 1–63.

Cooke, H. B. S.; Wilkinson, A. F. (1978): Suidae and Tayassuidae. In: Evolution of African mammals. Ed. by Maglio, V. J.; Cooke, H. B. S. 435–482.

d'Huart, J. P. (1978): Ecologie de l'hylochère (*Hylochoerus meinertzhageni* Thomas) au Parc National des Virunga. Explor. Parc. Nation. Virunga (2) **25**, 1–156.

Dönhoff, C. (1942): Zur Kenntnis des afrikanischen Waldschweins *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas. Der Zool. Garten n. F. **14**, 192–200.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Bonner Zool. Monogr. **3**, 1–428.

Ewer, R. F. (1958):Adaptive features in the skulls of African suidae. Proc. zool. Soc. London **131**, 135–155.

— (1970): The head of the Forest Hog *Hylochoerus meinertzhageni*. East Afric. Wildlife J. **8**, 43–52.

Fairbridge, R. W. (1965):Eiszeitklima in Nordafrika. Geol. Rundschau **54**, 399–414.
Flenley, J. R. (1979): The equatorial rain forest: A geological history.
Frädrich, H. (1965): Zur Biologie und Ethologie des Warzenschweines (*Phacochoerus aethiopicus* Pallas), unter Berücksichtigung des Verhaltens anderer Suiden. Z. Tierpsych. **22**, 328–393.
— (1967): Das Verhalten der Schweine (Suidae, Tayassuidae) und Flußpferde (Hippopotamidae). Hdb. Zool. **8**, **10** (26), 1–44.
— (1968): Schweine und Pekaris. Grzimeks Tierleben **13**, 82–116.
Grzimek, B. (1963): Riesenwaldschweine (*Hylochoerus meinertzhageni* Thos.) im Frankfurter Zoologischen Garten. Der Zool. Garten **27**, 181–187.
Haltenorth, T. (1963): Die Klassifikation der Säugetiere 18. Ordnung Paarhufer, Artiodactyla Owen, 1948, Hdb. Zool. **8** (1), 1–167.
Harris, J. M.; White, T. D. (1979): Evolution of the Plio-Pleistocene African suidae. Trans. Amer. Philos. Soc. **69**, 1–128.
Haxel, O. (1976): Beitrag der Physik zur Klimageschichte. Verh. Ges. Deutsch. Naturf. und Ärzte f. 1974, 40–46.
Heine, K. (1978): Jungquartäre Pluviale und Interpluviale in der Kalahari (südliches Afrika). Palaeoecology of Africa **10**, 31–39.
Heinzelin, J. de (1952): Sols, paléosols et désertification ancienne dans le secteur nord-oriental du bassin du Congo. Inst. Nation. Etudes Agron. Congo Belge.
Herring, S. W. (1980): Functional design of cranial muscles: comparative and physiological studies in pigs. Amer. Zool. **20**, 283–289.
Hoepen, E. C. N. van; Hoepen, H. E. van (1932: Vrystaate wilde varke. Paleont. Newors. Nasion. Mus. **2**, 39–62.
Hopwood, A. T. (1926): Fossil mammalia. In: The Geology and Paleontology of the Kaiso Bone beds. Occas. Pap. geol. Surv. Uganda Protect. **2**, 13–26.
— (1929): *Hylochoerus grabhami,* a new species of fossil pig from the White Nile. Ann. Magaz. Natur. Hist. (10) **4**, 289–290.
Kruska, D. (1970): Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848, insbesondere der Teilordnung Suina Gray, 1868. Z. Säugetierkunde **35**, 214–238.
Leakey, L. S. B. (1931): East African lakes. The Geogr. J. **77**, 497–514.
— (1948 [1950]): The lower limit of the Pleistocene in Africa. 18th Internat. geol. Congr. Proc., Pt. **9**, 62–65.
— (1958): Some East African fossil suidae. Fossil Mammals of Africa **14**. 1–133.
— (1965): Olduvai gorge 1951–1961. I. Fauna and background. XIV + 118.
Livingstone, D. A. (1980): History of the tropical rain forest. Paleobiology **6** (3), 243–244.
Lönnberg, E. (1929): The development and distribution of the African fauna in connection with and depending upon climatic changes. Arkiv for Zool. **21** (A), 1–33.
Lydekker, R. (1915): Catalogue of the Ungulate mammals in the British Museum (Natural History). Vol. **4**: Artiodactyla. 1–438.
Matschie, R. (1906): Le sanglier noir de l'Ituri „*Hylochoerus ituriensis*". Ann. Mus. Congo, Zool. (5) **1**, 1–22.
Mohr, E. (1942): Das Riesenwaldschwein, *Hylochoerus meinertzhageni* Thos. Der Zool. Garten n. F. **14**, 177–191.
— (1960): Wilde Schweine. Die Neue Brehm-Bücherei **247**, 1–156.
Moreau, R. E. (1933): Pleistocene climatic changes and the distribution of life in East Africa. J. Ecology **21**, 415–435.
— (1963): Vicissitudes of the African Biomes in the late Pleistocene. Proc. Zool. Soc. London **141**, 395–421.
— (1966): The bird faunas of Africa and its islands. IX – 424.
Rognon, P.; Williams, M. A. J. (1977): Late Quaternary climatic changes in Australia and North Africa: A preliminary interpretation. Palaeogeogr., Palaeoclimat. and Palaeoecol. **21**, 285–327.
Sarntheim, M. (1977): Die Sandwüsten der Erde. Heute, im Hochglazial (18000 v. h.) und im Klimaoptimum (6000 v. h.). Vortrag Österr. Geol. Ges. 28.10.77.
Schwarzbach, M. (1974): Das Klima der Vorzeit. Eine Einführung in die Paläoklimatologie. 3. Aufl. Stuttgart: Ferdinand Enke.
Shaw, J. C. M.; Cooke, H. B. S. (1941): New fossil pig remains from the Vaal River gravels. Trans. Roy. Soc. South Afr. **28**, 239–299.
Street, F. A.; Groove, A. T. (1976): Environmental and climatic implications of Late Quaternary lake-level fluctuations in Africa. Nature **261**, 385–390.
Thenius, E. (1969): Stammesgeschichte der Säugetiere. Handb. Zool. **8** (2), 1–722. Berlin: de Gruyter.
— (1970): Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia). Z. Säugetierkunde **35**, 321–342.
— (1972): *Microstonyx antiquus* aus dem Alt-Pliozän Mitteleuropas. Ann. Naturhist. Mus. Wien **76**, 539–586.
— (1979): Die Evolution der Säugetiere. Uni-Taschenbücher **865**. Stuttgart: G. Fischer.

THOMAS, O. (1904): On *Hylochoerus*, the forest-pig of Central Africa. Proc. Zool. Soc. London II, 193–199.
— (1906): On a new Forest-Pig (*Hylochoerus rimator*). Proc. Zool. Soc. London.
WAYLAND, E. J. (1930): Pleistocene pluvial periods in Uganda. J. R. Anthrop. Inst. **60**, 467–475.
ZINDEREN BAKKER, E. M. VAN (1976): The evolution of Late-Quaternary Palaeoclimates of Southern Africa. Palaeoecology of Africa **9**, 160–202.
— MALEY, J. (1979): Late Quaternary palaeoenvironments of the Sahara region. Palaeoecology of Africa **11**, 83–104.
ZUKOWSKI, L. (1921): Mitteilungen über eine anscheinend neue Form von *Hylochoerus* aus dem Winterhochland, vom Mutjek-Gebirge und vom Meru-Berge. Arch. Naturgesch. (A) **87** (1), 179–191.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. ERICH THENIUS, Institut für Paläontologie der Universität, Universitätsstraße 7/II, A-1010 Wien

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

Sumpfspitzmaus in Gewöllen aus Bütow/Pommern, 1975

Von B. VON BÜLOW

Eingang des Ms. 17. 11. 1980

Am 11. August 1975 wurden Gewölle der Schleiereule (*Tyto alba*) auf dem Turm der Kirche am Marktplatz von Bütow (jetzt Bytów) in Hinterpommern (54°10′N, 17°30′E) von mir gesammelt. Die Auswertung ergab folgende Zusammensetzung: Es handelte sich um 329 Gewöllballen mit 1390 Säugetieren, 15 Vögeln und 1 Frosch sowie Schädeln oder Schädelteilen von 52 Säugetieren, die keinem Ballen zugeordnet werden konnten. Weiterhin wurde die Zusammensetzung jedes einzelnen Gewöllballens festgehalten. Pro Gewölle wurden bis zu 10 Wirbeltiere festgestellt: 1×10, 3×9, 13×8, 26×7, 31×6, 53×5, 90×4, 61×3, 38×2 und 13×1. Die Auswertung ergab folgende Zusammensetzung:

Art		Anzahl	%
Sorex minutus	Zwergspitzmaus	29	2,0
Sorex araneus	Waldspitzmaus	558	38,3
Neomys fodiens	Wasserspitzmaus	12	0,8
Neomys anomalus	Sumpfspitzmaus	9	0,6
Talpa europea	Maulwurf	2	0,14
Clethrionomys glareolus	Rötelmaus	6	0,4
Arvicola terrestris	Schermaus	3	0,2
Microtus arvalis	Feldmaus	416	28,5
Microtus agrestis	Erdmaus	5	0,3
Microtus oeconomus	Nordische Wühlmaus	54	3,7
Microtus spec.	(nicht bestimmbar)	2	0,14
Apodemus agrarius	Brandmaus	69	4,7
Micromys minutus	Zwergmaus	6	0,4
Apodemus flavicollis	Gelbhalsmaus	7	0,5
Apodemus sylvaticus	Waldmaus	23	1,6
Apodemus spec.	(nicht bestimmbar)	2	0,14
Rattus norvegicus	Wanderratte	2	0,14
Mus musculus	Hausmaus	237	16,3
Mammalia	Säugetiere	1442	98,9

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4602-0122 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 122–123

ISSN 0044-3468/InterCode: ZSAEA 7

Fortsetzung der Zusammenstellung

Rana temporaria (♂)	Grasfrosch	1	0,1
Apus apus	Mauersegler	2	
Alauda arvensis	Feldlerche	3	
Anthus spec.	Pieper	3	
Sturnus vulgaris	Star	1	1,0
Emberiza citrinella	Goldammer	2	
Passer domesticus	Haussperling	2	
Aves spec.	(nicht bestimmbar)	2	
Aves + Amphibia	Vögel + Lurche	16	
Vertebrata	Wirbeltiere	1458	100,0

Der Anteil von *Mus musculus* dürfte deshalb so hoch sein, weil es sich hier wahrscheinlich um freilebende Ährenmäuse (*Mus m. musculus*) gehandelt hat. – Bei *Sorex araneus* wurde nicht auf *Sorex coronatus* geprüft, die hier auch nicht zu erwarten ist (MEYLAN und HAUSSER 1978).

Auf den Nachweis der Sumpfspitzmaus, *Neomys anomalus*, sei ausdrücklich hingewiesen, da in Bestimmungshandbüchern stets Harz und Erzgebirge (auch Bialowiezer Urwald) als nördlichste Vorkommen in Mitteleuropa angegeben werden und die Bindung an höhere Lagen hervorgehoben wird. Ein Vorkommen von *N. anomalus* in Pommern ist bereits bei RUPRECHT 1971 (und zwar für einen Fundort ca. 80 km NE von Bütow) angegeben. Weiterhin sei auf die Nachweise frühhistorischen Vorkommens in Schleswig-Holstein durch PIEPER und REICHSTEIN (1980) hingewiesen. Bei *Neomys fodiens* und *Neomys anomalus* wurden folgende Maße nach BÜHLER (1964) genommen: Mandibel-Höhe (Unterkieferast-Höhe) und in einigen Fällen Mandibel-Länge und Zahnreihenlänge (vgl. RUPRECHT 1971). Bei *N. fodiens* wurden 12 Schädel gefunden, bei *N. anomalus* 8 Schädel.

		n	Mandibel-Höhe min. – max.	$\bar{x}$	rechts + links $\bar{x} \pm s$
N. fodiens	links	12	4,5 –5,0	4,8	4,8 ± 0,1
	rechts	11	4,6 –5,0	4,8	
N. anomalus	links	7	3,9 –4,15	4,0	4,0 ± 0,1
	rechts	9	3,95–4,2	4,0	

Gemessen wurde mit einem geeichten Lichtmikroskop mit Tischführung auf ± 0,05 mm. Die Vögel wurden dankenswerterweise von Dr. H. VIERHAUS bestimmt, der Frosch durch Dr. W. BÖHME.

Literatur

BÜHLER, P. (1964): Zur Gattungs- und Artbestimmung von *Neomys*-Schädeln. Z. Säugetierkunde **29**, 65–93.

MEYLAN, A.; HAUSSER, J. (1978): Le type chromosomique A des *Sorex* du groupe *araneus*: *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Mammalia, Insectivora). Mammalia **42**, 115–122.

PIEPER, H.; REICHSTEIN, H. (1980): Zum frühgeschichtlichen Vorkommen der Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus* Cabrera, 1907) in Schleswig-Holstein. Z. Säugetierkunde **45**, 65–73.

RUPRECHT, A. L. (1971): Taxonomic value of mandible measurements in Soricidae (Insectivora). Acta Theriologica **16**, 341–357.

Anschrift des Verfassers: Dr. BERND VON BÜLOW, Holtweg 31, D-4358 Haltern-Lippramsdorf

Albuminunterschiede bei Wald- und Gelbhalsmäusen (Apodemus sylvaticus und A. flavicollis, Mammalia, Rodentia) auch in getrockneten Muskeln und Bälgen elektrophoretisch nachweisbar[1]

Von H. Gemmeke

Eingang des Ms. 2. 12. 1980

Wald- und Gelbhalsmäuse können in Südeuropa morphologisch nur schwer unterschieden werden. Mit Hilfe des Isoproteinvergleichs ist eine Trennung der beiden Arten jedoch möglich (Engel et al. 1973; Benmehdi et al. 1980; Gemmeke 1981). *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* unterscheiden sich danach elektrophoretisch in den Enzymen (NADP)IDH, IPO, (NADP)MDH und in dem Protein Albumin. Bei Waldmäusen wandert die Albuminbande auf dem Elektrophoresegel schneller zur Anode als bei Gelbhalsmäusen. Da zwischen den Arten bisher kein Albuminpolymorphismus festgestellt werden konnte, lassen sie sich schon auf Grund der Lage ihrer Albuminbande auf dem Elektrophoresegel recht sicher als Wald- oder Gelbhalsmäuse identifizieren.

Albumin befindet sich außer im Blutserum u. a. auch in der Leber, in Muskeln und in der Haut. Auf dem Elektrophoresegel sind keine Unterschiede in den Wanderungsstrecken dieser aus verschiedenen Organen stammenden Albumine zu erkennen. Da Strukturproteine weniger leicht denaturieren als Enzyme, ist zu erwarten, daß Albumin auch in trockenem Gewebe noch nachweisbar ist. Die elektrophoretischen Untersuchungen haben ergeben, daß in Homogenaten von getrockneten Muskeln und getrockneter Haut eine Albuminbande sichtbar ist. Im Gegensatz zum frischen Material sind die Banden schwächer gefärbt und weniger scharf markiert. Daher sollte es auch möglich sein, an Hand von Bälgen oder ungereinigten Schädeln morphologisch nicht sicher bestimmbare Tiere eindeutig zu charakterisieren. Zur Erprobung dieser Methode habe ich folgendes Untersuchungsmaterial ausgewählt.

1. 2 Gelbhalsmausschädel der Unterart *A. flavicollis alpicola* Heinrich, aus dem Museum Alexander Koenig in Bonn, Museums-Nr. 4925 u. 4923.
   Am Schädel befanden sich noch Muskelreste, die zum Albuminnachweis eingesetzt wurden.
2. 2 Waldmausbälge aus Sizilien, Taormina 1978, aus der Sammlung Niethammer Nr. 5789 u. 5794. 30 mg Haut wurden zum Albuminnachweis untersucht.

Die Gelbhalsmäuse aus den Nordalpen sind von Heinrich (1952) als Unterart *A. flavicollis alpicola* beschrieben worden. Nach ihrer Fellzeichnung, die eher mit der von Waldmäusen übereinstimmt, könnten Zweifel an der richtigen Zuordnung auftreten. Ihre hohen Körpermaße charakterisieren sie aber als *A. flavicollis*. Die Albuminvergleiche haben dies bestätigt. Die Tiere besitzen die für Gelbhalsmäuse typische Albuminbande.

Waldmäuse von Sizilien fallen wegen der bei *A. sylvaticus* sonst nicht nachweisbaren alkalischen Phosphatase auf den neutrophilen Granulozyten besonders auf. Sie wurden daher durch v. Lehmann (1973) für Gelbhalsmäuse gehalten, bei denen stets alkalische Phosphatase vorkommt (Schaefer et al. 1968). Kreuzbarkeit mit Bonner Waldmäusen ergab aber ihre Zugehörigkeit zu *A. sylvaticus* (v. Lehmann et al. 1976). Die 2 hier untersuchten Tiere von Sizilien zeigen tatsächlich die für *A. sylvaticus* typische Albuminbande. Sie passen damit zum Kreuzungsbefund v. Lehmanns und sprechen zumindest dafür, daß sizilianische *Apodemus* entweder zu *A. sylvaticus* gehören oder doch mehr Beziehungen zu *A. sylvaticus* als zu *A. flavicollis* besitzen.

Die Beispiele zeigen, daß auch ganz normales Sammlungsmaterial aus Museen auf Albumin untersucht und zur Bestimmung herangezogen werden kann.

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4602-0124 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 124–125

ISSN 0044-3468/InterCode: ZSAEA 7

Literatur

Benmehdi, F.; Britton-Davidian, J.; Thaler, L. (1980): Premier Apport de la Génétique Biochimique des Populations à la Systématique des Mulots de France Continentale et de Corse. Bioch. System. and Ecology **8**, 309–315.

Engel, W.; Vogel, W.; Voiculescu, I.; Popers, H.-H.; Zenzes, M. T.; Bender, K. (1973): Cytogenetic and biochemical differences between *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis*, possibly responsible for the failure to interbreed. Comp. Biochem. Physiol. **44** B, 1165–1173.

Gemmeke, H. (1980): Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). Z. Säugetierkunde **45**, 348–365.

Heinrich, G. (1952): *Apodemus flavicollis alpicola* n. n. J. Mammalogy **33**, 260.

Lehmann, E. von; Schaefer, H. E. (1973): Untersuchungen von Waldmäusen (*Apodemus sylvaticus*) und Gelbhalsmäusen (*Apodemus flavicollis*) in Kalabrien und Sizilien. Suppl. Ric. Biol. appl. Caccia, Bologna, **5**, 175–84.

– (1976): Kreuzungsergebnisse mit Waldmäusen (*Apodemus*) der Insel Sizilien. Säugetierk. Mitt. **24**, 180–184.

Schaefer, H. E.; Fischer, R.; Lehmann, E. von (1968): Die alkalische Leukozytenphosphatase als Unterscheidungsmerkmal für *Apodemus sylvaticus* und *flavicollis*. Z. Säugetierkunde **33**, 364–368.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hubert Gemmeke, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

BUCHBESPRECHUNGEN

Deems, Jr., E. F.; Pursley, D. (eds.): **North American Furbearers.** Their Management, Research and Harvest Status in 1976. Published by the International Association of Fish and Wildlife Agencies (IAFWA). Univ. Press: Maryland 1978. 171 pp., 49 figs., 62 tables.

Im Rahmen einer Erhebung über den Bestand wilder Pelztiere in Nordamerika, hat die IAFWA für das Jahr 1976 Fragebögen erstellt und an die Wildlife Management Agenturen von 50 Staaten, 10 Provincen, 2 Territorien und 153 Universitäten in USA und Kanada versandt. Auswertungen dieser Umfragen sind in der vorliegenden Broschüre vornehmlich tabellarisch wiedergegeben. Erfaßt wurden 27 Säugetierarten: Marsupialia (1), Rodentia (3), Mustelidae (10), Procyonidae (2), Ursidae (3), Canidae (5), Felidae (3). Den Tabellen können nach Staaten aufgeschlüsselt Aussagen über Vorkommen, Schutz, Bejagung etc. der Arten entnommen werden sowie Forschungsprojekte verschiedener Institutionen. Weiterhin ist für jede Art die Verbreitung in Karten dargestellt. Aus den letzten Tabellen geht die Anzahl erbeuteter Felle und Preise nach Species und Staaten aufgeschlüsselt hervor, und zwar für die jährlichen Fang- und Jagdzeiten von 1970/71 bis 1975/76. Aus diesen Tabellen lassen sich beispielsweise für die letzte Saison folgende Abschußzahlen in USA und Kanada entnehmen: Biber: 188329, 328721; Schwarzbär: 1497, 4239; Braunbär: 0, 8; Eisbär: 0, 406; Vielfraß: 1024, 871; Nerz: 235069, 70596; Fischotter: 16836, 16029; Waschbär: 3232159, 78836; Wolf: 1243, 4858. Die vorliegende Erhebung soll fortgesetzt werden. Sie ist von informativem Wert. D. Kruska, Hannover

Seifert, S.; Müller, P.: **Internationales Tigerzuchtbuch 1979.** Zoologischer Garten Leipzig 1979, 95 S.

Wie in den vergangenen Jahren führen die Verfasser das Zuchtbuch für die Unterarten *altaica* und *sumatrae* fort. Der Bestand in den Zoos der Welt stieg bis zum 31.12.78 bei *altaica* auf 871 Tiere (1977: 756) und bei *sumatrae* auf 154 Tiere (1977: 142) an.

Erstmals sollte auch *P. t. tigris* aufgenommen werden. Wegen zu geringer Meldungen für diese Unterart beschränkten die Verfasser sich zunächst auf die Erfassung weißer Tiger, von denen Ende 1978 18, 26 Tiere in Menschenobhut lebten. Da alle diese Tiere auf einen weißen Stammvater zurückgehen, können die Kenntnisse vom Erbgang dieser Farbabweichung ergänzt werden. Es bestätigt sich, daß die Weißfärbung beim Tiger rezessiv vererbt wird. J. Lange, Berlin

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4602-0125 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 125–128

ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

HEPTNER, V. G.; SLUDSKI, A. A.: **Die Säugetiere der Sowjetunion.** Bd. 3: Raubtiere (Feloidea). Jena: VEB Gustav Fischer-Verlag 1980. 607 S., 289 Abb., Ln. M 148,–.

Hatten deutschsprachige Säugetierkundler die Hoffnung auf ein Erscheinen weiterer übersetzter Bände des Werkes ,,Die Säugetiere der Sowjetunion" bereits aufgegeben, so zeichnet sich nunmehr eine Fortsetzung des Vorhabens ab. 14 Jahre nach dem ersten, und 6 Jahre nach dem zweiten liegt erfreulicherweise jetzt auch der dritte Band in deutscher Sprache vor. Er ist ausschließlich der Überfamilie Feloidea gewidmet und beschließt die Bearbeitung der Landraubtiere. Die Hyaenidae sind allein mit der Streifenhyäne – *Hyaena hyaena* vertreten, die artenreiche Familie Felidae mit: Löwe – *Panthera leo,* Tiger – *Panthera tigris,* Leopard – *Panthera pardus,* Irbis – *Uncia uncia,* Amurkatze – *Felis euptilura,* Rohrkatze – *Felis chaus,* Wildkatze – *Felis silvestris,* Karakal – *Felis caracal,* Luchs – *Felis lynx,* Barchankatze – *Felis margarita,* Manul – *Felis manul,* Gepard – *Acinonyx jubatus.*

Für fast alle Arten wird in der Beschreibung in gleicher Weise vorgegangen wie in den ersten Bänden: Diagnose, Beschreibung, Systematik, Verbreitung, Variabilität, Biologie, Bestand, Lebensstätten, Ernährung, Revier, Aktivität, Fortpflanzung, Entwicklung, Sterblichkeit, Bestandsdynamik, Feldmerkmale, praktische Bedeutung. Dieses Schema wurde gekürzt und abgewandelt beim Löwen, da im besprochenen Areal in rezenter Zeit ausgestorben, und bei der Gruppe der Wildkatzen. Hier werden nach einer Einführung in die Probleme von Großarten sowohl die *silvestris*-Gruppe als auch die *lybica*-Gruppe (entgegen westlicher Literatur konstant als *libyca* geschrieben) getrennt abgehandelt. In Ergänzung zur deutschen Ausgabe geht HEPTNER auch auf die Abstammung der Hauskatze ein, auf kennzeichnende Unterschiede zwischen Wild- und Hauskatze, auf die Geschichte der Domestikation und auf Probleme, die sich durch Einkreuzungen von Hauskatzen in Wildpopulationen in vergangener und rezenter Zeit ergeben. Alle Hauskatzen werden im Ursprung eindeutig auf Wildkatzen der *lybica*-Gruppe zurückgeführt, sekundäre Beteiligung durch Angehörige der *silvestris*-Gruppe bei Ausbildung einiger Rassemerkmale wird für möglich gehalten. Eine Beteiligung anderer Arten (Manul, Rohrkatze) an der Entstehung der Hauskatze wird begründet abgelehnt (Schädelanalysen an großem Material des frühgeschichtlichen Nowgorod und aus Ägypten).

Alle besprochenen Arten sind eindrucksvoll und belebt dargestellt, offene Probleme werden deutlich aufgezeigt. Der Leser erhält eine Fülle von Information über Ergebnisse und Kenntnisstand der sowjetischen Säugetierforschung, die ihm zumeist aus sprachlichen Gründen weitgehend verschlossen blieb. Der flüssige Text wird durch 289 Abbildungen (Biotope, Skizzen, Habitusbilder, morphologische Kennzeichen) ansprechend erweitert, darunter viele Verbreitungskarten, die erfreulicherweise die Gesamtverbreitung der Art erfassen und sich daher nicht ausschließlich auf die Sowjetunion beschränken. Bei vielen Arten und Unterarten werden rückläufige Bestandsentwicklungen deutlich. Diese haben zu besonderen Schutzmaßnahmen und folgender Auflistung im ,,Rotbuch der UdSSR" von 1978 geführt: Amurtiger, Turantiger, Schneeleopard, Kaukasischer Leopard, Amurleopard, Transkaspischer Gepard, Turkmenischer Karakal sind vom Aussterben bedroht, Streifenhyäne, Mitteleuropäische Waldwildkatze, Turkestan-Luchs, Manul sind selten.

Insgesamt stellt der 3. Band eine schöne und willkommene Fortsetzung des Gesamtwerkes dar. Die Aufmachung entspricht der der ersten beiden Bände. Trotz des etwas hohen Preises wird auch dieser Band eine weite Verbreitung finden und den Aufwand der Übersetzung rechtfertigen. Es ist zu hoffen, daß auch die ausstehenden Bände noch erscheinen und vor allem in einer kürzeren Zeitspanne als die ersten drei.

D. KRUSKA, Hannover

DITTRICH, L.; BÖER, M.: **Verhalten und Fortpflanzung von Kirks Rüssel-Dikdiks im Zoologischen Garten.** Zoologischer Garten Hannover 1980. 118 S. 52 Abb. DM 10,– (Beziehbar über den Zool. Garten Hannover).

Erstmals legen die Verfasser eine umfassende und gut bebilderte Studie über das Verhalten des Rüssel-Dikdiks (*Madoqua kirki*) unter Zoobedingungen vor. Nach Angabe der Haltungsbedingungen und Futterzusammensetzung für diese über lange Jahre erfolgreiche Zuchtgruppe wird das gesamte Verhaltensinventar des Rüssel-Dikdiks beschrieben: Trink-, Freß-, Schlaf-, Spiel-, Markierungs-, Territorial- und Sozialverhalten.

Besonderes Gewicht legen die Verfasser auf die Fortpflanzungsbiologie und die soziale Organisation unter Zoobedingungen. Genau wird das Paarungsverhalten beschrieben, bei dem das für viele Antilopen typische Treiben des brünstigen ♀ fehlt. Mit Beginn des 7. Monats werden die ♀♀ erstmals erfolgreich gedeckt und setzen nach 166–170 Tagen ein Kalb, das stets in Kopfendlage geworfen wird. Das Wachstum der Kälber bei Natur- und Handaufzucht wird tabellarisch und graphisch dargestellt. Die Würfe können im Abstand von 193 bis 199 Tagen erfolgen.

Aufgrund einer intra- und intersexuellen Rangordnung wurde eine stabile soziale Organisationsform unter Zoobedingen in der Gruppe aufrecht erhalten, obgleich Dikdiks in freier Wildbahn meist nur paarweise leben. Daß in der beschriebenen Gruppe ♀♀ nicht ihr eigenes Kalb erkennen und fremde Kälber über Gebühr miternähren, könnte ein Hinweis darauf sein, daß die dauernde Haltung der Dikdiks in größeren Familienverbänden nicht ganz artgerecht ist.

Insgesamt gibt die vorliegende Arbeit nicht nur einen umfassenden Überblick über das Verhalten dieser in Zoos seltener gehaltenen Tierart, sondern liefert auch neue Denkanstöße zur Beobachtung verwandter Formen. J. LANGE, Berlin

BÄR, T.: **The vascular system of the cerebral cortex.** Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology Vol. 59. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1980. 62 pp., 33 figs., 8 tabs., DM 40,–.

Untersucht wurde die Entwicklung der Rindengefäße des Großhirns an Ratten (n= 137) zwischen dem 11. Tag des Embryonallebens bis zum postnatalen Alter von 30 Monaten. Als Modell wurde die dorsale Occipitalrinde benutzt. Unter Anwendung einer umfassenden und differenzierten Methodik (mikro.-elektronenmikr., Gefäßinjektionen, morphometr. Verfahren auf verschiedenen Ebenen, ^{3}H-Thymidin-Markierung von Endothel- und Gliazellen) konnte eine Fülle von morphogenetischen und quantitativen Daten gewonnen werden, die unsere bisherigen Kenntnisse beträchtlich erweitern. Von besonderem Interesse dürften vor allem die Befunde über den Ablauf des Kapillarwachstums und den Gestaltwandel der Endothelzellen in den verschiedenen Phasen der Entwicklung sein. Die Abhandlung ist vor allem für Neurobiologen und Cytologen von Interesse. D. STARCK, Frankfurt/M.

SEIFERT, S.; MÜLLER, P.: **Internationales Tigerzuchtbuch**. 1. Int. Symposion über die Haltung und Zucht des Tigers. Zool. Garten Leipzig 1979. 214 S., 27 Abb.

In Verbindung mit der IUDZG-Tagung fand Ende 1978 in Leipzig ein Symposion über die Freiland- und Haltungsbiologie des Tigers statt. Untersuchungen über Beutefangverhalten, Populationsdichte und Anpassung an die extremen Umweltbedingungen beim Sibirischen Tiger sowie ökologischen Untersuchungen über Verbreitung, Populationsdichte und Preferenz des Lebensraumes beim Bengaltiger stehen Beiträge über Haltungs- und Zuchterfahrungen in verschiedenen Zoos der Welt gegenüber. Neben taxonomischen und genetischen Fragen wird von mehreren Referenten ein besonderes Augenmerk auf die sog. ,,Tigerkrankheit" gelegt.

Mit seinen insgesamt 36 Beiträgen zeigt der Band die vorhandene Problematik bei der Tigerhaltung auf und gibt für alle hiermit befaßten Institutionen eine knappe, aber nützliche Zusammenfassung über den heutigen Wissensstand, wenngleich die Referate über die Freilandökologie des Sibirischen Tigers nicht unbedingt in voller Länge zweisprachig sein müßten. J. LANGE, Berlin

MAGNEN, J. LE; MAC LEOD, P. (eds.): **Olfaction and Taste VI.** London, Washington DC: Information Retrieval 1977. 527 pages.

45 Hauptvorträge und zahlreiche Abstracts von Poster-Darbietungen des 6. International Symposium on Olfaction and Taste, Paris 1977, sind in diesem Buch veröffentlicht. Die Einzelreferate umfassen ein weites thematisches und methodisches Spektrum von Studien am Geruchs- und am Geschmacksorgan sowie den zugeordneten zentralnervösen Regionen bei Säugetieren, Mensch, anderen Vertebraten und Wirbellosen. Die Referate sind in folgenden Themenkreisen zusammengefaßt: Molekulare Basis der Chemorezeption; funktionelle Neuroanatomie und Physiologie von Geruch und Geschmack; Chemorezeption bei Evertebraten; chemosensorische Physiologie. Zahlreiche qualitative Befunde und quantitative Daten (Riechrezeptoren-Anzahlen, Glomeruli-Anzahlen im Bulbus olfactorius, Messungen an der Mitralzellschicht) und Hinweise auf Fragestellungen sind auch den Abstracts zu entnehmen. Der Leser erhält somit viel Information über neuere Ergebnisse. Das Buch ist sicher für den Spezialisten geeignet, dürfte aber auch für Verhaltensforscher von einigem Interesse sein.

D. KRUSKA, Hannover

WITTE, P. U.; MATTHAEI, H.: **Mikrochemische Methoden für neurobiologische Untersuchungen.** Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1980. 141 S., 7 Abb., DM 26,–.

Das Buch enthält eine Sammlung von Vorschriften zur Durchführung biochemischer Mikromethoden, die vor allem bei der Erforschung der Erregungsübertragung an den Synapsen von Wichtigkeit sind. Im ersten Teil werden Verfahren bei der Probenentnahme aus Gehirnen, Nebennieren und Embryonen und für die weitere Aufarbeitung und das Ansetzen von Zellkulturen besprochen. Der zweite, umfangreichere Abschnitt enthält klare und brauchbare Anweisungen für erprobte Bestimmungsverfahren (Auswahl von 38 Methoden, vor allem Enzymreaktionen und Transmittersubstanzen). Eine kurze Besprechung von Laborgeräten wird vorausgeschickt. Schrifttumshinweise sind den einzelnen Kapiteln beigegeben. Das Buch wendet sich an Neurobiologen, Neuro- und Histochemiker und dürfte sich im Labor als unentbehrlich erweisen. D. STARCK, Frankfurt/M.

REMANE, A.; STORCH, V.; WELSCH, U.: **Systematische Zoologie.** Stämme des Tierreichs. Begr. von A. REMANE; V. STORCH; U. WELSCH. Fortgef. von V. STORCH u. U. WELSCH. Stuttgart: Gustav Fischer 1980. 2., bearb. Aufl., 682 S., 441 Abb., Gzl. DM 72,–; kart. DM 62,–.

Als Unterrichtsbuch für systematische Zoologie hat die 1. Auflage dieses Werkes bei Studenten und Hochschullehrern großen Anklang gefunden. Das zeigt, daß Bedarf besteht nach einer präzisen Darstellung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge, belegt durch Baupläne, Entwicklung, Verbreitung und Lebensweise der Tiere.

In der nun vorliegenden neubearbeiteten 2. Auflage ist das Anliegen der Autoren, dieses umfangreiche Sachgebiet in straffer Form, möglichst frei von allzu kontroverser Theoriediskussion, darzustellen, nach wie vor deutlich zu erkennen. Schwerpunkte liegen in der Darstellung phylogenetisch und wirtschaftlich wichtiger Formen sowie in der Auswahl von instruktiven Abbildungen, deren hohe Zahl – 30 neue Abbildungen in der 2. Aufl. – den Text sehr anschaulich ergänzen. Gewonnen hat dieses empfehlenswerte Hochschullehrbuch besonders durch ein weiterführendes Literaturverzeichnis vorwiegend neuerer Buchveröffentlichungen, die nach den Hauptgruppen im Tierreich geordnet sind und Anregung zum vertieften Studium geben sollen. P. EBINGER, Hannover

MAZAK, V.: **Der Tiger.** Die Neue Brehm-Bücherei 356. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen 1979. 228 S., 126 Abb., DM 16,30. (Vertriebsrecht: J. Neumann-Neudamm KG, Melsungen).

In einer überarbeiteten und stark erweiterten 2. Auflage ist die Artmonographie über den Tiger von V. MAZAK erschienen. Dieses Büchlein ist in 4 Teile gegliedert und enthält Angaben über 1. erste historische Erwähnungen des Tigers sowie Systematik der Felidae und 2. morphologische Kennzeichen (Schädel, postcraniales Skelett, Färbung), geographische Verbreitung, Biotop, Lebensweise, Krankheiten; ein besonderer Abschnitt ist den ,,Man-Eaters" gewidmet (berühmteste ,,Man-Eaters", Anzahlen von Menschenopfern, etc.). Unterarten (Festlandformen, Inselformen), Größe und Abstammung der Tiger werden in einem 3. Teil behandelt, Gefangenschaftshaltungen, Zucht, Bastardierungen (insbesondere mit Löwen aber auch mit Leopard) und Wildfänge für zoologische Gärten in einem 4.

Das Büchlein ist sehr ausführlich und mit großer Begeisterung für diese Raubtierart geschrieben. An vielen Stellen werden widersprüchliche Meinungen dargestellt, so daß auf Wissenslücken geschlossen werden kann. Ein besonderes Anliegen des Autors ist es, auf Schutzbestimmungen hinzuwirken. Bestandsschätzungen im gesamten früheren Verbreitungsgebiet haben eine Anzahl von 4000–4500 Individuen in freier Wildbahn ergeben. Davon lebt der Hauptteil in der UdSSR, gefolgt von Indien, Nepal und Malaysia. Tiger sind teilweise unter Schutz gestellt, aber im klassischen Tigerland, dem früheren Bengalen, leben sehr wahrscheinlich nicht mehr als 100 Tiere. Auch an diesen Großsäugetieren hat sich in letzter Zeit ein erheblicher Rückgang ergeben.

Die Neuauflage von MAZAK kann jedem Interessenten empfohlen werden.

D. KRUSKA, Hannover

MATJUSCHKIN, E. N.: **Der Luchs (Lynx lynx).** Neue Brehm Bücherei 517. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag 1978. 160 S., 76 Abb., DM 15,50. (Vertriebsrecht: J. Neumann-Neudamm KG., Melsungen).

Der Verfasser legt eine umfassende Monographie des russischen Luchses vor, in der auch die westeuropäischen und nordamerikanischen Formen vergleichend einer kritischen Betrachtung unterzogen werden. Die systematische Sonderstellung der Luchsgruppe wird betont und auf die morphologischen Unterschiede zwischen den einzelnen Luchsformen hingewiesen. Obgleich viele der zwischen amerikanischen und eurasischen Formen vorhandenen Unterschiedsmerkmale offensichtlich rein größenabhängig sind, hält der Verfasser in der Gattung *Lynx* 4 Arten (*L. lynx, L. pardinus, L. canadensis, L. rufus*) für gerechtfertigt.

Die folgenden Kapitel schildern die Biologie des eurasischen Luchses: Aktivitätsrhythmik, Reviermarkierung, Fortpflanzung, Jagdweise und Bestandsdynamik. – Starke Bejagung führte in fast allen Gebieten des Luchsvorkommens zu einem starken Rückgang seiner Bestände. Von den heute in der UdSSR auf 36 000 Stück geschätzten Luchsen leben etwa zwei Drittel in einem relativ schmalen Streifen in der südlichen Taiga und in den Mischwäldern und Waldsteppen des Gebirgsvorlandes. Die Biotope und ermittelten Reviergrößen werden mit denjenigen der anderen Luchsformen verglichen.

Der Band liefert eine Fülle biologischer Fakten über den Luchs. Bei einer etwaigen Neuauflage sollte man aber auch auf eine einheitliche Schreibweise der Autorennamen achten. J. LANGE, Berlin

---

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 212.— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 39,— DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

13. Kongreß der Deutschen Veterinärmedizinischen Gesellschaft

In Bad Nauheim vom 5.–7. April 1979. Leitthemen: 1. Krankheiten der Neugeborenen. 2. Aktuelles aus der veterinärmedizinischen Forschung. Heft 30 der Schriftenreihe „Fortschritte der Veterinärmedizin – Advances in Veterinary Medicine", Beihefte zum Zentralblatt für Veterinärmedizin 1980. 272 Seiten mit 108 Abbildungen und 55 Tabellen. Kartoniert 68,– DM

Futtermittelrecht

mit einschlägigen Bestimmungen, Bundesgesetzen, Verordnungen, Erlassen und Recht der Europäischen Gemeinschaften. Textsammlung mit Begründungen und Erläuterungen. Loseblattsammlung mit Sammelordner. Herausgeber: Min.-Rat Dr. HANS J. ENTEL, Reg.-Dir. Dr. NORMAN FÖRSTER, Reg.-Dir. ELISABETH HINCKERS, Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. 1970/1980. Grundwerk mit z.Z. 11 Ergänzungslieferungen. In zwei Sammelordnern 298,– DM

Geburtshilfliche Untersuchung eines Färsenvornutzungsversuches

Unter besonderer Berücksichtigung der dexamethasoninduzierten Geburt und der Bestimmung der Sexualhormone Östrogen und Progesteron. Von Dr. THOMAS STEIDL. Heft 42 der „Gießener Schriftenreihe Tierzucht und Haustiergenetik". 1979. IV, 88 Seiten mit 18 Abbildungen und 12 Tabellen. Kartoniert 20,– DM

Die Färsenvornutzung kann einen nützlichen Beitrag zur Deckung des weltweit wachsenden Bedarfs an Eiweiß tierischer Herkunft leisten. Denn mit einem relativ geringen Aufwand an pflanzlichem Protein läßt sich ein hoher Ertrag an tierischem Eiweiß erzielen, wenn Färsen so zeitig belegt werden, daß Abkalbung und anschließende Verwertung von Mutter und Kalb in einem möglichst frühen Lebensalter erfolgen.
Die vorliegende Arbeit zeigt, auf welchen Wegen sich der Erstbelegungszeitpunkt bestimmen läßt. Seine Wahl ist nicht unproblematisch, weil die Kosten von Aufzucht und Mast für einen frühen Termin sprechen, die Notwendigkeit, ein genügend ausgewachsenes und entwickeltes Muttertier abkalben zu lassen, dagegen eine möglichst späte Belegung empfiehlt. Den Ausschlag gibt der Zeitpunkt des geringsten Geburtsrisikos, der sich durch gynäkologische und geburtshilfliche Untersuchungen und durch radioimmunologische Bestimmung von Plasmaöstrogen- und Plasmaprogesteron-Konzentrationen ermitteln läßt. Darüber hinaus werden auch Möglichkeiten gezeigt, die Geburt von einem gewissen Trächtigkeitsstadium an mit Kortikosteroiden vorzeitig auszulösen.
Als Beitrag zu neuen Biotechniken in der Tierproduktion wendet sich die Arbeit über den großen Kreis der auf Rinderproduktion spezialisierten oder an ihr interessierten Landwirte hinaus vor allem an Tierärzte, Tierzuchtbeamte und Tierzuchtberater.

Vol. 46 (3), 129–200, Juni 1981 ISSN 0044-3468 C 21274 F

Mammals.

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Schmidt, U.; Joermann, G.: Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus.* Teil I. – Echolocation in the common vampire bat, *Desmodus rotundus.* Part I 129

Joermann, G.; Schmidt, U.: Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus.* Teil II. – Echolocation in the common vampire bat, *Desmodus rotundus.* Part II 136

Myers, P.: Observations on *Pygoderma bilabiatum* (Wagner). – Beobachtungen an *Pygoderma bilabiatum* (Wagner) 146

Dolan, Patricia G.; Yates, T. L.: Interspecific variation in *Apodemus* from the northern Adriatic islands of Yugoslavia. – Interspezifische Variation bei *Apodemus* von den nördlichen adriatischen Inseln Jugoslawiens 151

Gemmeke, H.; Niethammer, J.: Die Waldmäuse *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* vom Monte Gargano (Süditalien). – The long-tailed field mice *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* from Monte Gargano (South-Italy) 162

Thaler, L.; Bonhomme, F.; Britton-Davidian, Janice; Hamar, M.: The House mouse complex of species: Sympatric occurrence of biochemical groups *Mus* 2 and *Mus* 4 in Rumania. – Der Artenkreis der Hausmaus: Sympatrie der biochemischen Gruppen *Mus* 2 und *Mus* 4 in Rumänien 169

Neal, B. R.: Reproductive biology of the unstriped grass rat, *Arvicanthis,* in East Africa. – Die Fortpflanzungsbiologie der Kusu-Grasratte, *Arvicanthis,* in Ostafrika 174

Groves, C. P.: Subspecies and clines in the Springbok *(Antidorcas).* – Unterarten beim Springbock *(Antidorcas)* 189

Buchbesprechungen 197





Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 46 (1981) 3, 129–200
InterCode: ZSAEA 7 46 (3), 129–200 (1981)

Mit 2 Beilagen des Verlages Paul Parey

Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*

I. Charakteristika der Ruhelaute einer kolumbianischen und einer mexikanischen Population

Von U. Schmidt und G. Joermann

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 1. 9. 1980

Abstract

Echolocation in the common vampire bat, Desmodus rotundus. I. Characteristics of the orientation sounds in a columbian and a mexican population

Analysed were the ultrasonic echolocation sounds of 9 *Desmodus r. rotundus* and 10 *Desmodus rotundus murinus* by different methods. The sounds of the common vampire bat are characterized by low intensity (resting sounds: max 80 dB, 10 cm in front of the mouth) and short duration (usually < 1 ms). The sounds of both subspecies have principally the same structure: Two downwards sweeping harmonics cover a frequency range of 48 to 98 kHz. In detail there are slight, but statistically significant differences. The lower frequency component starts in *D. r. rotundus* at 79 kHz, in *D. r. murinus* at 74 kHz; in the average the sounds are shorter in the Columbian population. Therefore the sweep rate in *D. r. rotundus* (41 kHz/ms) is about 50 % higher than in *D. r. murinus* (27 kHz/ms).

There are many similarities with the orientation sounds of other phyllostomatid species. The adaptation of these sounds to the special orientation requirements of the vampire bat is discussed.

Einleitung

Die systematische Zuordnung der südamerikanischen Vampirfledermäuse hat sich in den letzten Jahren stark verändert. Während früher die 3 Vampirspezies die Familie Desmodontidae bildeten, werden sie heute auf Grund karyotypischer Merkmale als Unterfamilie Desmodontinae in die Familie Phyllostomatidae (Blattnasenfledermäuse) eingereiht (Forman et al. 1968; Jones und Carter 1976). Bei der verbreitetsten Vampirart, *Desmodus rotundus*, werden 2 Subspezies unterschieden: *Desmodus r. rotundus* in Südamerika und *Desmodus r. murinus* in Mittelamerika (Schmidt 1978).

Wie alle anderen Mikrochiropteren orientieren sich auch die Vampirfledermäuse mit Hilfe des Ultraschall-Echoortungssystems. Dieses Orientierungsprinzip ist bei den verschiedenen Fledermäusen sehr unterschiedlich ausgebildet und zeigt eine starke Anpassung an die Aufgaben, die bei der Nahrungslokalisation auftreten (Neuweiler 1977a). Innerhalb der Phyllostomatiden findet sich die größte Vielfalt der Ernährungstypen. Dennoch sind die Ortungslaute der bisher untersuchten Spezies recht einheitlich (Bradbury 1970; Schnitzler 1973; Simmons et al. 1979). Ob die Vampirfledermäuse mit ihrer extremen Nahrungsspezialisation ebenfalls die Phyllostomatidenmerkmale aufweisen, konnte bisher nicht eindeutig geklärt werden, da ihre Orientierungslaute nur unvollständig analysiert waren (Novick 1963; Schmidt und Schmidt 1977).

Die Aufspaltung von *Desmodus rotundus* in zwei Unterarten wird als recht problematisch angesehen. Sie stützt sich ausschließlich auf statistische Größenunterschiede zwischen der nördlichen und südlichen Population. Lautanalysen können zur Klärung solcher systematischer Unterscheidungen beitragen. So trennte z. B. Schneider (1978) die Popu-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4603-0129 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 129–136

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

lationen des Mittelmeerlaubfrosches in Südfrankreich und Teneriffa an Hand ihrer Rufe. In unseren Analysen der Ruhelaute von *Desmodus rotundus* fand daher der vergleichende Aspekt zwischen beiden Unterarten besondere Berücksichtigung.

Material und Methode

Die Untersuchung der Ultraschallorientierungslaute erfolgte an 10 *Desmodus rotundus murinus* aus Mexiko und 9 *Desmodus r. rotundus* aus Brasilien. Die Fledermäuse gehören einer Vampirkolonie an, die im Zoologischen Institut der Universität Bonn gehalten wird. Die Tiere sind in einem klimatisierten Raum untergebracht, der bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 70 % ständig eine Temperatur von 24 °C aufweist. Als Nahrung erhalten sie einmal täglich defibriniertes Rinder- oder Schweineblut, dem gelegentlich ein Vitaminpräparat zugesetzt wird. Unter diesen Bedingungen pflanzen sich die Tiere seit einigen Jahren regelmäßig fort (Schmidt und Manske 1973; Schmidt 1974).

Die Laute wurden mit einem Ultraschall-Kondensatormikrophon (B & K 4135 mit Vorverstärker B & K 2618) aufgenommen. Diese Einheit war an einen Meßverstärker (B & K 2607) angeschlossen, der den Schalldruck der Laute anzeigte und das verstärkte Signal einem Tonbandgerät (Lennartz 6000/800) zuführte (Bandgeschwindigkeit 78 cm/s; Frequenzbereich 10–1'0 kHz). Die gesamte Registrierapparatur war kalibriert, so daß die Amplitude der aufgezeichneten Laute auf Schalldruckwerte umgerechnet werden konnte. Zur direkten Kontrolle der Ortungsaktivität diente ein Überlagerungsdetektor (QMC Bat Detector S 100).

Die Auswertung der Laute erfolgte bei verminderter Bandgeschwindigkeit mit verschiedenen Methoden: Mit Hilfe eines Speicheroszillographen (Tektronix 5113) wurde die zeitliche Folge der Lautaussendung untersucht. Die Zeitfunktion einzelner Laute wurde wegen der exakteren Ablesemöglichkeit an einem Digitaloszillographen (Nicolet Digital Oscilloscope Model 1090) analysiert. Zur Untersuchung der Frequenzzusammensetzung von kompletten Ortungslauten bzw. kürzeren Abschnitten stand ein Frequenzspektrograph (Nicolet UA 500 A mit 3-D Generator 66-2 A) zur Verfügung. Mit einem Sonagraphen schließlich ließ sich der Frequenzverlauf in der Zeit darstellen.

In ihren Aufenthaltskäfigen senden die Vampirfledermäuse nur sporadisch einige Orientierungslaute aus. Die Aufnahmen erfolgten deshalb in einem Raum, den die Tiere nicht kannten. Zur Verbesserung der Aufnahmequalität war dieser Raum mit schallabsorbierendem Material ausgekleidet. Während der Lautaufzeichnung wurden die Tiere so in der Hand gehalten, daß sie einen Abstand von genau 10 cm zum Mikrophon aufwiesen.

Ergebnisse

Wiederholrate, Amplitudenaufbau und Lautdauer

Unter o. a. Versuchsbedingungen erzeugten die Vampirfledermäuse überwiegend Einzellaute in unregelmäßigen Abständen von 40–150 ms (Wiederholrate 6–25 Laute/s). Gelegentlich kamen Doppellaute mit einem charakteristischen Intervall von 25–30 ms vor. Bei allen 19 Versuchstieren nahm die Ortungsaktivität nach ½–1 min stark ab. Es wurden dann nur noch in längeren Abständen einige Einzellaute oder kurze Salven ausgesandt. Das hängt vermutlich damit zusammen, daß außer Mikrophon und Stativ keine reflektierenden Objekte die Aufmerksamkeit der Tiere erregen konnten. Die Laute werden durch das geöffnete Maul ausgestoßen; ihre Intensität ist sehr gering. In 10 cm Abstand vom Kopf des Tieres betrug der Schalldruck für beide Unterarten maximal 80–84 dB (Spitzenwerte relativ $2 \cdot 10^{-5}$ N/m^2). Das oszillographische Bild der Ortungslaute weist in der Regel einen 2gipfligen Verlauf auf (Abb. 1a). Zwei Intensitätsmaxima sind durch ein relatives Minimum getrennt. In der Mitte des Lautes findet sich ein Überlagerungsmuster, das auf das gleichzeitige Auftreten von mehreren Harmonischen hindeutet. Innerhalb dieses Grundschemas treten beträchtliche Variationen auf. Besonders das Amplitudenverhältnis der beiden Gipfel ist starken Schwankungen unterworfen. Individuelle Charakteristika konnten jedoch nicht aufgezeigt werden. Laute, die von einem Tier direkt nacheinander abgegeben werden, sind zwar in ihrem Aplitudenverlauf oft nahezu identisch, jedoch weisen in größeren Zeitabständen genommene Lautproben eben solche Unterschiede auf, wie sie auch bei verschiedenen Tieren auftreten. Ebenso konnte im allgemeinen Amplitu-

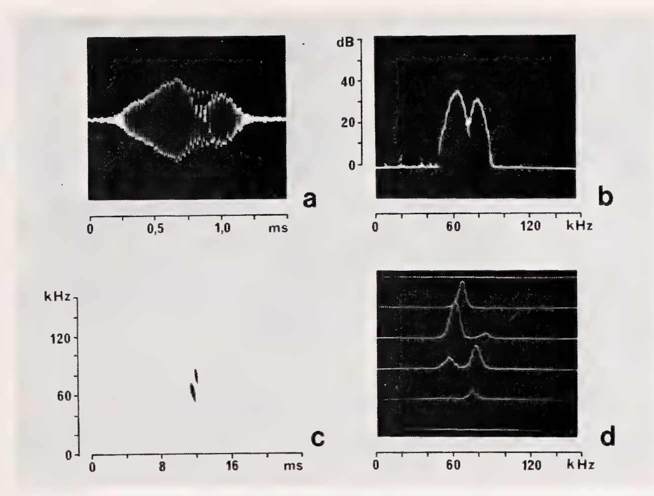


Abb. 1. Analyse eines Ortungslautes von *Desmodus rotundus murinus* mit verschiedenen Methoden. *a* = Oszillogramm; *b* = Frequenzspektrogramm des Gesamtlautes (Ordinate: Intensität, Abszisse: Frequenz); *c* = Sonagramm (Ordinate: Frequenz, Abszisse: Zeit); *d* = Kurzzeitspektrogramme (zeitlicher Abstand der Linien: 0,3 ms, Überlappung: 50 %)

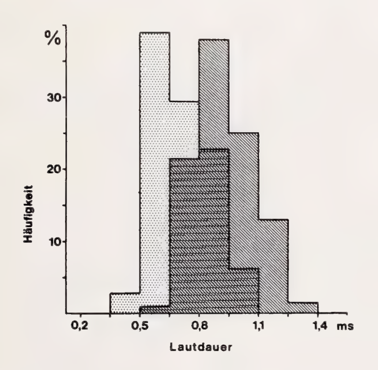


Abb. 2. Häufigkeitsverteilung der Lautdauer bei je 20 Ruhelauten von 9 *Desmodus r. rotundus* (punktiert) und 10 *Desmodus rotundus murinus* (schraffiert), Breite der Klassen: 0,15 ms

denverlauf kein Unterschied zwischen *D. r. rotundus* und *D. r. murinus* nachgewiesen werden.

An den Oszillogrammen von je 20 Ortungslauten pro Tier wurde die Lautdauer bestimmt. Dabei ergab sich eine recht hohe Variationsbreite. So schwankte die Dauer der einzelnen Laute bei *D. r. rotundus* zwischen 0,44 ms und 1,03 ms, bei *D. r. murinus* zwischen 0,64 ms und 1,11 ms. Im Mittel wies die südliche Unterart mit 0,71 ms kürzere Laute auf als die nördliche mit 0,92 ms (Abb. 2). Die Differenz der Mittelwerte ist nach dem zweiseitigen t-Test nach Student hoch signifikant ($t = 13,4$; $p < 0,001$). Wegen der großen Variationsbreite erlauben einzelne Meßwerte jedoch keinen Rückschluß auf die Zugehörigkeit zu einer der beiden Unterarten.

Frequenzaufbau

Die Laute von *Desmodus* sind frequenzmoduliert und streng harmonisch aufgebaut. Der Grundton liegt im Bereich von 30 bis 35 kHz, ist aber nur bei wenigen Lauten und mit geringer Intensität vorhanden. Die Hauptenergie verteilt sich auf 1. und 2. Oberton, die allein im Sonagramm erscheinen (Abb. 1c). Bei einigen Lauten tritt zusätzlich mit geringer

Intensität ein 3. Oberton auf. Die Anfangs- und Endfrequenzen von 1. und 2. Oberton, gemessen am Spektrographen, sind der Tabelle 1 zu entnehmen. Die Hauptunterschiede der Unterarten liegen in der Anfangsfrequenz des 1. Obertones. Bei *D. r. rotundus* beginnt diese Harmonische im Mittel mit 79,3 kHz, bei *D. r. murinus* mit 74,4 kHz. Der Unterschied ist statistisch hoch signifikant (zweiseitiger t-Test; $t = 6{,}6$; $p < 0{,}001$). Die Endfrequenz liegt bei beiden Unterarten im gleichen Bereich (ca. 48 kHz). Deshalb umfaßt der 1. Oberton bei *D. r. murinus* nur einen Frequenzbereich von 0,63 Oktaven gegenüber 0,74 Oktaven bei *D. r. rotundus.* Der 2. Oberton ist mit 0,57 Oktaven bei beiden Unterarten gleich umfangreich. Ebenfalls fast identisch ist der von beiden Frequenzkomponenten zusammen überdeckte Bereich. Er reicht von 48 kHz bis ca. 98 kHz, umfaßt also etwas mehr als eine Oktave (Abb. 1b). Dieser charakteristische Frequenzumfang wird auch bei Veränderung der Lautdauer sehr genau eingehalten.

Lautparameter der Ruhelaute von *Desmodus r. rotundus (D.r.r.)* und *Desmodus rotundus murinus (D.r.m.)*

		f_A		f_{max}		f_E		Okt	
		$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
1. Ob.	*D.r.r.*	79,3	3,5	65,2	3,0	47,5	1,4	0,74	0,08
	D.r.m.	74,4	2,8	63,5	2,8	48,1	1,7	0,63	0.09
2. Ob.	*D.r.r.*	99,7	3,3	78,1	2,8	66,9	3,2	0,57	0,09
	D.r.m.	97,7	2,6	78,1	2,2	65,7	2,6	0,57	0,07

Für den 1. und 2. Oberton (Ob.) sind die Anfangs- (f_A) und Endfrequenz (f_E) (jeweils in kHz), die Frequenz der maximalen Intensität (f_{max}) sowie der Frequenzumfang in Oktaven (Okt) aufgeführt. Es wurden von 9 *D.r.r.* und 9 *D.r.m.* jeweils 5 Laute ausgewertet.

Die einzelnen Harmonischen sind nicht während des gesamten Lautes präsent (Abb. 1d). Der Ortungslaut beginnt mit dem 1. Oberton; dieser erreicht nach einem Drittel der Lautdauer seine maximale Intensität, wodurch der erste Gipfel im Oszillogramm entsteht. Hier beginnt auch der 2. Oberton, der nach 2 Dritteln der Lautdauer sein Amplitudenmaximum besitzt und bis kurz vor Ende des Lautes vom schwach vorhandenen 1. Oberton begleitet wird. Falls vorhanden, tritt der Grundton in der ersten, der 3. Oberton in der zweiten Lauthälfte auf.

Der genaue Frequenzverlauf von je 2 Lauten von 9 *D. r. rotundus* und 9 *D. r. murinus* wurde mit Hilfe des Digitaloszillographen ausgewertet. Dazu erfolgte an 5 Meßpunkten jeden Lautes (Anfang, ¼, ½, ¾, Ende) eine Bestimmung der Periodendauer. Nach Umrechnung aller Werte auf den 1. Oberton normierten wir die Meßwerte so, daß der Anfang des Lautes die relative Frequenz 1, das Ende die Frequenz 0 erhielt und ordneten die Zwischenwerte in diese Skala ein. Die Frequenz weist bei beiden Unterarten eine

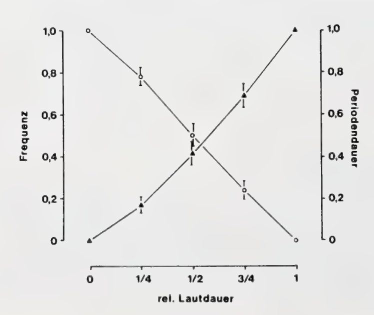


Abb. 3. Normierte Frequenz (○—○) und Periode (▲—▲) an 5 Zeitpunkten der Ruhelaute von *Desmodus rotundus murinus* ($\bar{x} \pm s$)

annähernd lineare Modulation auf; nach einem Viertel des Lautes ist etwa ein Viertel des Frequenzhubes durchlaufen (entsprechendes gilt für die Meßpunkte ½ und ¾). Bei linearem Frequenzabfall ist die Kurve der Periodendauer zwangsläufig hyperbolisch (Abb. 3).

Die Lautcharakteristika beider Unterarten sind in Abb. 4 zusammengefaßt. Bei *D. r. rotundus* führt die höhere Anfangsfrequenz des 1. Obertones und die geringere Lautdauer

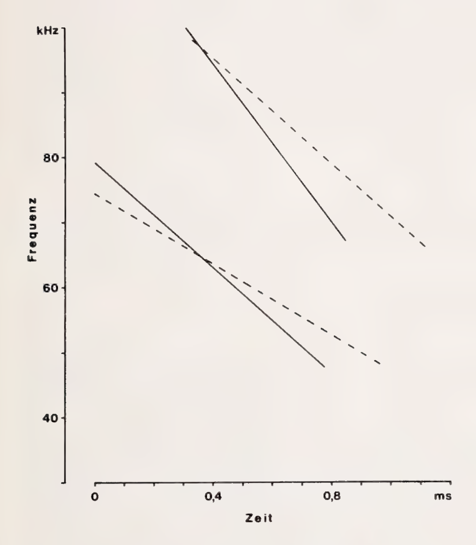


Abb. 4. Rekonstruierter Frequenzverlauf von 1. und 2. Oberton der Ruhelaute von *Desmodus r. rotundus* (ausgezogene Linien) und *Desmodus rotundus murinus* (gestrichelte Linien)

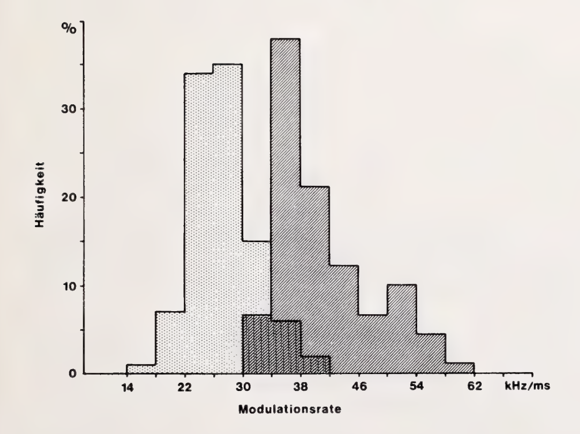


Abb. 5. Häufigkeitsverteilung der Modulationsrate des 1. Obertones bei je 10 Lauten von 9 *Desmodus r. rotundus* (schraffiert) und 10 *Desmodus rotundus murinus* (punktiert). Breite der Klassen: 4 kHz/ms

zu einem deutlich steileren Frequenzabfall. Die Modulationsrate – das Verhältnis von Frequenzhub zu benötigter Zeit – beträgt für den 1. Oberton 41 kHz/ms gegenüber 27 kHz/ms bei *D. r. murinus*. Für den 2. Oberton sind die Modulationsraten jeweils um die Hälfte höher. Wie aus der Häufigkeitsverteilung der Modulationsrate hervorgeht, treten trotz großer Variationsbreite dieses Parameters nur geringfügige Überschneidungen zwischen den Unterarten auf (Abb. 5). Betrachtet man jeweils die Mittelwerte der einzelnen Tiere, so konnten zumindest die 19 Versuchstiere vollständig getrennt werden.

Diskussion

Die Ultraschallortungslaute der Gemeinen Vampirfledermaus wurden zum erstenmal von Griffin und Novick (1955) und Novick (1963) beschrieben. In diesen Arbeiten wurde bereits auf die niedrige Intensität und die geringe Lautdauer hingewiesen. Die Angaben zum Frequenzverlauf der Laute sind wegen mangelnder technischer Möglichkeiten jedoch lückenhaft und z. T. widersprüchlich. Erst bei Schmidt und Schmidt (1977) findet sich eine genauere Beschreibung des harmonischen Aufbaues. Diese Ergebnisse wurden in der vorliegenden Arbeit bestätigt. Geringe quantitative Abweichungen sind auf die unterschiedlichen Analysemethoden und den größeren Stichprobenumfang zurückzuführen. Der typische *Desmodus*laut ist frequenzmoduliert und besteht aus einer Reihe von Harmonischen. Die intensivsten Komponenten sind dabei der erste und zweite Oberton. Zusammen decken sie lückenlos einen Frequenzbereich von 48 bis 98 kHz, also ca. eine Oktave ab. Das ist gerade der Bereich, für den Vernon und Peterson (1966) an Hand von Mikrophonpotentialen das beste Hörvermögen ermittelten. Zusätzlich sind manchmal der Grundton sowie ein 3. Oberton vorhanden, deren Intensität jedoch um mindestens 20 dB geringer ist, als die der anderen Komponenten. Der Aufbau des Lautes aus mehreren Harmonischen erlaubt es, ein breites Frequenzspektrum in einer extrem kurzen Zeit unterzubringen.

In bezug auf die niedrige Intensität, die geringe Lautdauer und den harmonischen Aufbau sind die Laute von *Desmodus* denen der anderen Phyllostomatiden sehr ähnlich. Allerdings enthalten die Laute vieler anderer Phyllostomatiden bis zu 5 Harmonische, die nahezu während des ganzen Lautes prominent sind; dadurch ist hier gegenüber *Desmodus* das Frequenzspektrum verbreitert (Novick 1963). Diese kurzen, frequenzmodulierten Laute, die durch mehrere Harmonische charakterisiert sind, werden häufig als „HF-Typ" dem „FM-Typ" der Vespertilioniden und Molossiden gegenübergestellt (Neuweiler 1977b). Außer den Phyllostomatiden, besitzen auch die altweltlichen Megadermatiden diesen Lauttyp. Bei allen diesen Fledermäusen handelt es sich um die unterschiedlichsten Nahrungsspezialisten – carnivore, frugivore, nectivore und sanguivore Arten –, die mit ähnlichen Orientierungssituationen konfrontiert werden. Das Problem für diese Fledermäuse besteht darin, ein unbewegtes Ziel von der komplexen Umgebung zu unterscheiden. Nach Neuweiler (1977a) und Simmons et al. (1979) sind kurze, breitbandige Ortungslaute für diese Orientierungssituation am besten geeignet, da sie in hohem Maße Informationen über Größe, Form und Oberflächenstruktur vermitteln können. Bei *Desmodus* stellt das Auffinden der relativ großen Beutetiere wie Rinder, Schweine und Esel zwar keine hohen Anforderungen an das Orientierungsvermögen, jedoch zeigen Beobachtungen, daß die Vampire beim Nahrungserwerb sehr differenziert vorgehen. So werden bestimmte Rinderrassen stärker befallen als andere (Schmidt et al. 1971), wobei je nach Rasse der Angriff bevorzugt vom Boden oder aus der Luft erfolgt (Crespo et al. 1974). Auch bei der Auswahl der Bißstellen gibt es eindeutig Präferenzen (Schmidt 1978). Oft werden von anderen Tieren gebissene Wunden übernommen oder ältere Wunden geöffnet (Greenhall et al. 1969). Die sensorische Grundlage dieses Angriffsverhaltens ist weitgehend ungeklärt. Speziell das Auffinden der Beutetiere könnte mit Hilfe des Geruchssinnes erfolgen, der bei Vampiren recht gut entwickelt ist (Schmidt 1975; Kämper und Schmidt 1977). Für ausschlaggebender hält Schmidt (1978) jedoch die passive akustische Lokalisation z. B. an Hand der Atemgeräusche. Eine derartige Orientierungsmöglichkeit wurde kürzlich unter Laborbedingungen bei *Megaderma lyra* nachgewiesen (Fiedler 1979). Inwieweit bei *Desmodus* die Beutetiere auch mit Hilfe der Echoortung lokalisiert werden, ist noch ungeklärt. Schließlich darf nicht vergessen werden, daß die jetzigen großen Beutetiere erst seit der Kolonialzeit im Verbreitungsgebiet vorhanden sind. In früherer Zeit müssen sich die Vampirfledermäuse von den wesentlich kleineren Wildtieren ernährt

haben, deren Lokalisation – falls sie mit Hilfe der Echoortung erfolgt – einen Lauttyp wie den hier beschriebenen erfordert.

Die beiden Unterarten der Gemeinen Vampirfledermaus, *Desmodus r. rotundus* und *Desmodus rotundus murinus*, weisen nur geringe morphologische Unterschiede auf. Die nördliche Unterart ist statistisch kleiner, jedoch ist die Variationsbreite so groß, daß Einzelindividuen nicht eindeutig zugeordnet werden können (Schmidt 1978). Die Unterschiede in den Ortungslauten sind ebenfalls nur statistisch nachweisbar. Bei beiden Unterarten ist der Grundtyp des Lautes gleich; durch die im Mittel geringere Lautdauer und höhere Anfangsfrequenz des 1. Obertones bei *D. r. rotundus* ergeben sich jedoch auffällige Differenzen in der Modulationsrate. Beide Populationen lassen sich an Hand dieses Parameters eindeutig trennen. Es ist bisher unklar, ob diese Lautunterschiede auch eine funktionelle Bedeutung haben.

Danksagung

Wir danken Herrn Prof. H. Schneider für die Überlassung der Analysegeräte und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Unterstützung.

Zusammenfassung

Die Ortungslaute von 9 *Desmodus r. rotundus* und 10 *Desmodus rotundus murinus* wurden mit verschiedenen Methoden analysiert. Die Laute der Gemeinen Vampirfledermaus sind charakterisiert durch niedrige Intensität (Ruhelaute: max. 80 dB in 10 cm Abstand vom Kopf) und geringe Dauer (normalerweise < 1 ms). Die Laute der beiden Unterarten zeigen das gleiche Grundschema: Zwei Harmonische mit abwärts modulierter Frequenz umfassen gemeinsam einen Frequenzbereich von 48–98 kHz. Im Detail treten geringe, statistisch jedoch signifikante Unterschiede auf. Die niedrigere Frequenzkomponente beginnt bei *D. r. rotundus* bei 79 kHz, bei *D. r. murinus* dagegen bei 74 kHz; da die Laute bei der kolumbianischen Population im Mittel kürzer sind, ergibt sich bei *D. r. rotundus* eine 50 % höhere Modulationsrate (41 kHz/ms) als bei *D. r. murinus* (27 kHz/ms).

Hinsichtlich des allgemeinen Lautaufbaues sowie der geringen Intensität ergeben sich Übereinstimmungen mit anderen Phyllostomatiden. Die Anpassung dieses Lauttyps an die speziellen Orientierungsbedürfnisse der Vampire wird diskutiert.

Literatur

Bradbury, J. W. (1970): Target discrimination by the echolocating bat *Vampyrum spectrum*. J. Exp. Zool. **173**, 23–46.

Crespo, R. F.; Fernandez, S. S.; Burns, R. J.; Mitchell, G. C. (1974): Observaciones sobre el comportamiento del vampiro comun *(Desmodus rotundus)* al alimentarse en condiciones naturales. Tecn. Pecuaria Mexico **27**, 39–45.

Fiedler, J. (1979): Prey catching with and without echolocation in the Indian False Vampire *(Megaderma lyra)*. Behav. Ecol. Sociobiol. **6**, 155–160.

Forman, G. L.; Baker, R. J.; Gerber, J. D. (1968): Comments on the systematic status of vampire bats (Family Desmodontidae). Syst. Zool. **17**, 417–425.

Greenhall, A. M.; Schmidt, U.; Lopez-Forment, W. (1969): Field observations on the mode of attack of the vampire bat *(Desmodus rotundus)* in Mexico. An. Inst. Biol. Mexico **40**, 245–252.

Griffin, D. R.; Novick, A. (1955): Acoustic orientation of neotropical bats. J. Exp. Zool. **130**, 251–300.

Jones, J. K.; Carter, D. C. (1976): Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. In: Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, T.1. – Spec. Publ. The Museum. Texas Techn. Univ.

Kämper, R.; Schmidt, U. (1977): Die Morphologie der Nasenhöhle bei einigen neotropischen Chiropteren. Zoomorph. **87**, 3–19.

Neuweiler, G. (1977a): Recognition mechanisms in echolocation of bats. In: Recognition of complex acoustic signals. Ed. by T. Bullock. Berlin: Dahlem Workshop. 111–126.

Neuweiler, G. (1977b): Echoortung. In: Lehrbuch der Biophysik. Ed. by W. Hoppe, W. Lohmann, H. Markl, H. Ziegler. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag. 585–600.

Novick, A. (1963): Orientation in neotropical bats. II. Phyllostomatidae and Desmodontidae. J. Mammalogy **44**, 44–56.

Schmidt, U. (1974): Die Tragzeit der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. Z. Säugetierkunde **39**, 129–132.

— (1975): Vergleichende Riechschwellenbestimmungen bei neotropischen Chiropteren *(Desmodus rotundus, Artibeus lituratus, Phyllostomus discolor).* Z. Süugetierkunde **40,** 269–298.
Schmidt, U. (1978): Vampirfledermäuse. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen Verlag.
Schmidt, U.; Greenhall, A. M.; Lopez-Forment, W. (1971): Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* im Staate Puebla, Mexico. Z. Säugetierkunde **36,** 360–370.
Schmidt, U.; Manske, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus).* Z. Säugetierkunde **38,** 14–33.
Schmidt, U.; Schmidt, C. (1977): Echolocation performance of the vampire bat *(Desmodus rotundus).* Z. Tierpsychol **45,** 349–358.
Schneider, H. (1978): Der Paarungsruf des Teneriffa-Laubfrosches: Struktur, Variabilität und Beziehung zum Paarungsruf des Laubfrosches der Camargue (*Hyla meridionalis* Böttger, 1874, Anura, Amphibia). Zool. Anz. (Jena) **201,** 273–288.
Schnitzler, H.-U. (1973): Die Echoortung der Fledermäuse und ihre hörphysiologischen Grundlagen. Fortschr. Zool. **21,** 136–189.
Simmons, J. A.; Fenton, M. B.; O'Farrell, M. J. (1979): Echolocation and pursuit of prey by bats. Science **203,** 16–21.
Vernon, J.; Peterson, E. (1966): Hearing in the vampire bat, *Desmodus rotundus murinus,* as shown by cochlear potentials. J. Audit. Res. **6,** 181–187.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. Uwe Schmidt, Gerhard Joermann, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus*

II. Lautaussendung im Flug und Korrelation zum Flügelschlag[1]

Von G. Joermann und U. Schmidt

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 1. 9. 1980

Abstract

Echolocation in the common vampire bat, Desmodus rotundus. II. Sound emission during flight and correlation with wing beat

Investigated was the pattern of orientation sounds in the common vampire bat, *Desmodus rotundus,* in a flight tunnel. The correlation between the emission of sounds and the position of the wings was studied by means of stroboscopic photographs.

During flight the sounds are produced in groups. Approaching the landing site the number per group is raised (from 2 to 5; the final buzz contains 10 to 14 sounds) and the pulse intervals are shortened (from 26–28 ms to 12–14 ms). Sound production and wing beat cycle (85–100 ms) are correlated so that the first sound of the group is emitted at the beginning of the upstroke; the pause is found during the downstroke. Sound duration is reduced in the approach phase from 1.4 ms to 0.4 ms; duration and repetition rates are altered in thus respect that always 4 to 5 % of the time is occupied by sounds.

The frequency of the flight sounds is similar to the resting sounds (two frequency modulated harmonics); only in the terminal phase the bandwidth of both components is cut down. The sweep rate of the lower component is raised in *Desmodus rotundus murinus* from 25–30 kHz/ms in free flight to 50–60 kHz/ms shortly before landing. During free flight a sound intensity of ca. 110 dB SPL was calculated (10 cm in front of the head). The amplitude is continually diminished down to 85 dB in the terminal phase. The functional significance of this effect is discussed.

[1] Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4603-0136 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 136–146

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Einleitung

Durch ihr Echoortungssystem werden die Mikrochiropteren in die Lage versetzt, auch bei völliger Dunkelheit zu fliegen. Wie Untersuchungen an verschiedenen Fledermausarten gezeigt haben, verändert sich das Muster der Orientierungslaute je nach Flugsituation. Am Beispiel des Insektenfanges unterteilten GRIFFIN et al. (1960) den Flug in drei Stadien – freier Flug, Annäherungs- und Schlußphase –, in denen charakteristische Lautmuster auftreten. So wird z. B. in der Annäherungsphase die Lautfolge erhöht und die Lautdauer verkürzt. Entsprechende Veränderungen finden sich auch beim Anflug auf den Landeplatz sowie beim Passieren von Hindernissen, Orientierungsproblemen also, die von allen Fledermäusen, nicht nur Insektenjägern, gelöst werden müssen (MÖHRES und NEUWEILER 1966; SUTHERS 1967; SCHNITZLER 1968, 1970; GUSTAFSON und SCHNITZLER 1979).

Bei der Gemeinen Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus,* ist über die Lautproduktion im Flug nichts bekannt. Es erscheint besonders interessant, wie diese extrem spezialisierte Fledermausart, deren Ruhelaute eine sehr niedrige Intensität aufweisen und deren Ortungsleistung sich in Dressurexperimenten als recht gering erwies (SCHMIDT und SCHMIDT 1977), ihr Ortungssystem an die Erfordernisse des Fluges anpaßt.

Material und Methode

Als Versuchstiere dienten 7 *Desmodus r. rotundus* aus Kolumbien und 7 *Desmodus rotundus murinus* aus Mexiko. Die Fluganlage bestand aus einem 2,75 m langen Tunnel (60 cm breit und hoch), dessen Wände aus samtverkleidetem Maschendraht gefertigt waren. Eine Glasscheibe im mittleren Drittel erlaubte die Beobachtung und Photographie des Fluges. Beide Schmalseiten waren mit grobem Stoff bespannt und dienten als Start- und Landeplatz. Zur Aufnahme der Ortungslaute ragte ein Meßmikrophon (B & K 4135) durch eine Öffnung der Landefläche in den Flugtunnel (Registrierung der Laute auf ein Hochfrequenztonbandgerät, Lennartz 6000/800). Um den Ablauf der Flügelbewegungen zu

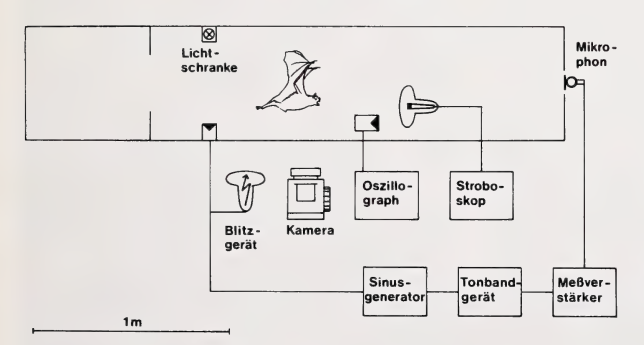


Abb. 1. Schema des Flugtunnels und der Apparatur für Lautregistrierung und Stroboskopaufnahmen

studieren, wurde ein Teil der Flüge unter stroboskopischer Beleuchtung bei geöffnetem Kameraverschluß photographiert. Bei diesen Versuchen war eine Lichtschranke so geschaltet, daß beim Durchflug des Versuchstieres ein zusätzliches stärkeres Blitzgerät ausgelöst wurde, das die entsprechende Flugphase auf dem Photo hervorhob. Gleichzeitig wurde mit einem kurzen Signal auch die Tonbandaufzeichnung markiert, so daß eine spätere Zuordnung von Lautaussendung und Flügelstellung möglich war (Abb. 1). An Oszillograph, Sonagraph und Frequenzspektrograph wurden Dauer, Amplitude und Frequenzaufbau analysiert (SCHMIDT und JOERMANN 1981).

Nach einer kurzen Eingewöhnung konnten die Versuchstiere dazu gebracht werden, auf Kommando vom Startplatz loszufliegen und die Strecke zügig zu durchqueren.

Ergebnisse

Der Flug von *Desmodus* ist gekennzeichnet durch kräftige, gleichmäßige Flügelbewegungen. Der Abschlag wird zunächst gerade nach unten geführt (Abb. 2b). Dabei sind die Finger gespreizt und die Flughaut gespannt. Die letzten Glieder des dritten Fingers sind leicht abgeknickt, wodurch die Flügelspitze nach oben abgewinkelt wird (Abb. 2c). Zum Aufschlag werden die Arme erst nach vorn bewegt und dann angehoben. Dabei bleiben die Flügel zunächst parallel, nahe am Körper (Abb. 2d); die Finger werden etwas zusammengelegt (Abb. 2e). Wenn die Arme ihre Aufwärtsbewegung fast beendet haben, werden in einer ausholenden Bewegung die Finger wieder gespreizt, um die Flügel für den folgenden Abschlag aufzuspannen (Abb. 2f). Bezogen auf den Kopf des Tieres führt der Daumen eine elliptische Bewegung aus. Ein vollständiger Bewegungszyklus benötigt etwa 90 ms (Flügelschlagfrequenz 11 Hz). Auf der knapp 3 m langen Flugstrecke erreichten die Vampire eine Maximalgeschwindigkeit von 4 m/s. Der Kopf wird während des Fluges starr geradeaus

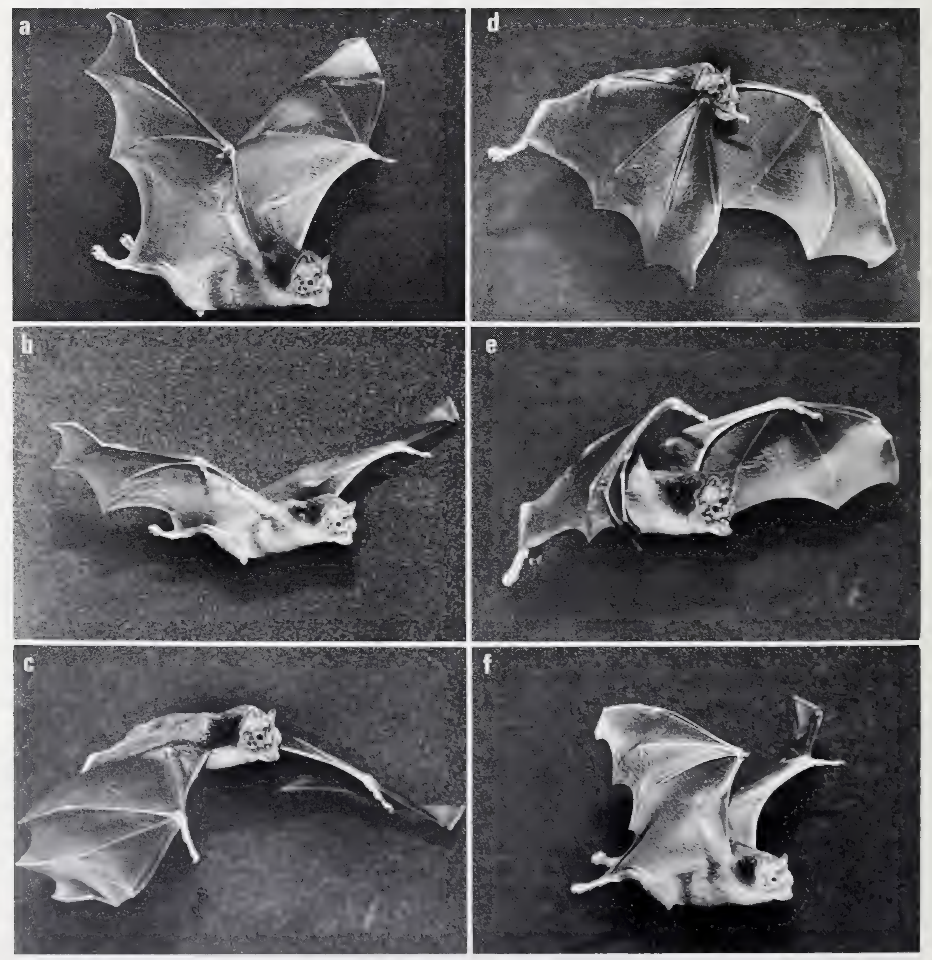


Abb. 2. Aufeinanderfolgende Flugphasen von *Desmodus rotundus murinus (a–c:* Abschlag; *d–f:* Aufschlag)

gehalten, das Maul ist stets geöffnet und die Ohrmuscheln sind unbewegt, trichterförmig nach vorn gerichtet.

Wiederholrate der Ortungslaute und Zuordnung zum Flügelschlag

Im Gegensatz zum ruhenden Tier werden die Laute im Flug streng regelmäßig in Gruppen abgegeben. Am Anfang des Fluges handelt es sich um 2er und 3er Gruppen, während des Fluges wird die Anzahl der Laute pro Gruppe auf 4 oder 5 gesteigert; am Ende des Fluges ist stets eine lange Salve aus 10 bis 14 Lauten zu finden, die 150 bis 200 ms vor der Landung beginnt. In Abb. 3 äußert sich diese Gruppierung darin, daß jeweils ein langes Intervall mit einem oder mehreren kürzeren abwechselt.

Die Lautintervalle innerhalb der Gruppen betragen am Anfang des Fluges zwischen 26 und 28 ms und werden gegen Ende auf 14–16 ms verkürzt (Abb. 3). In der langen Endgruppe betragen die Intervalle im Mittel nur noch 12–14 ms; das entspricht einer Wiederholrate von 65–75 Lauten/s. Die Intervalle zwischen den Lautgruppen verkürzen sich während des Fluges ebenfalls. Sie werden von 36–40 ms am Anfang auf 27–29 ms am Ende reduziert. In gleicher Weise verändert sich auch die Lautdauer; sie nimmt von 1,2 bis 1,4 ms kurz nach dem Start auf 0,4 ms während der Landephase ab. Da die Gruppen gegen Ende des Fluges mehr Laute enthalten, bleibt die Gruppendauer – die Dauer einer Lautgruppe einschließlich der nachfolgenden Pause – etwa konstant. Sie beträgt zwischen 85 und 100 ms, nur die Endgruppe ist ca. doppelt so lang. Diese Gruppendauer stimmt mit der Dauer eines Flügelschlages überein, was auf einen Zusammenhang zwischen Lautaussendung und Flügelbewegung schließen läßt. Durch Kombination von Lautaufnahmen und Stroboskopphotos konnte diese Beziehung geklärt werden. In Abb. 4 sind unten die Zeitpunkte der Lautaussendung durch senkrechte Striche markiert (sie sind jeweils auf den Kopf des Tieres bezogen). Es zeigt sich, daß die Lautgruppe jeweils im Aufschlag abgegeben wird. Die Auswertung von 16 solcher Aufnahmen ergab, daß der erste Laut einer Gruppe sehr konstant in den Übergang vom Abschlag in den Aufschlag fällt, während das Ende der Lautgruppe variabler ist; es liegt im ersten Drittel des folgenden Abschlages (Abb. 5). Im letzten Abschlag vor der Landung ist die Lautaussendung durch keine sichtbare Pause unterbrochen. Dadurch kommt die 10 bis 14 Laute umfassende Schlußgruppe zustande (Abb. 6).

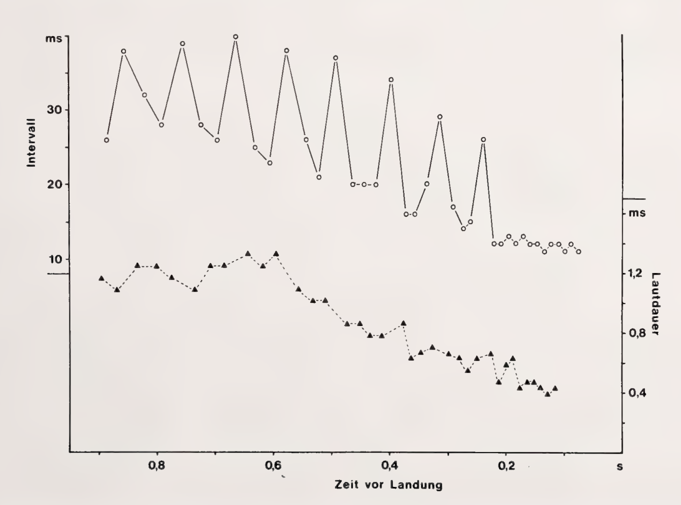


Abb. 3. Intervallzeit (offene Kreise, linke Ordinate) und Lautdauer (geschlossene Dreiecke, rechte Ordinate) eines *Desmodus rotundus murinus* beim Anflug auf den Landeplatz

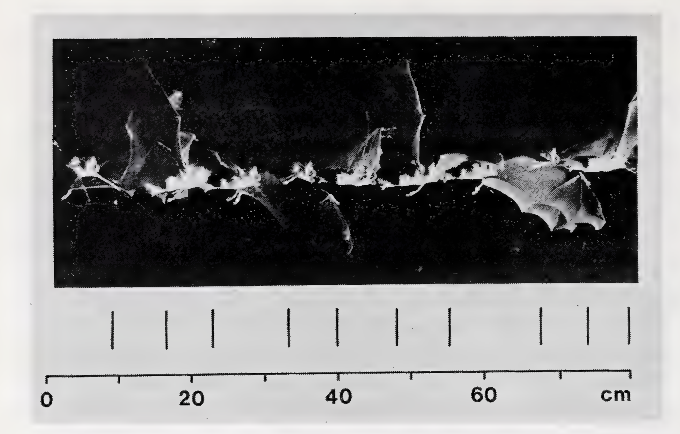


Abb. 4. Ausschnitt aus dem Flug eines *Desmodus rotundus murinus*; unten sind die Orte der Lautaussendung markiert (bezogen auf den oberen Incisivus des Tieres); Intervalle zwischen den Lichtblitzen: 25 ms

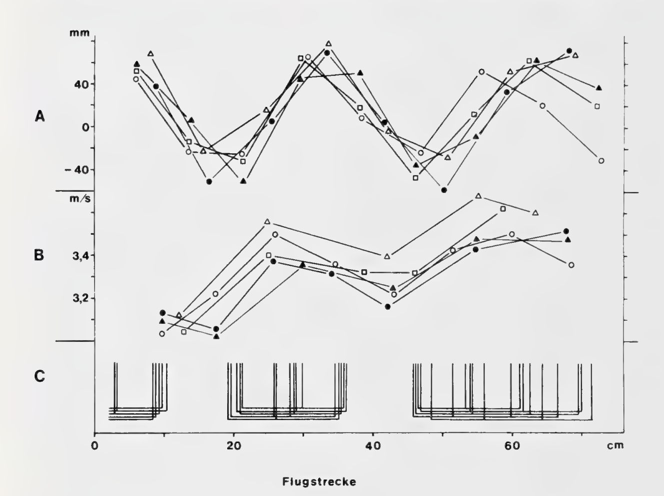


Abb. 5. Zuordnung von Flugphase und Lautaussendung bei 5 Flügen eines *Desmodus rotundus murinus.* A: Flügelstellung; es ist der vertikale Abstand des Daumens vom oberen Incisivus angegeben; B: Fluggeschwindigkeit; C: Orte der Lautaussendung bezogen auf den oberen Incisivus. Die zu einem Flug gehörenden Laute sind gruppenweise durch horizontale Striche verbunden

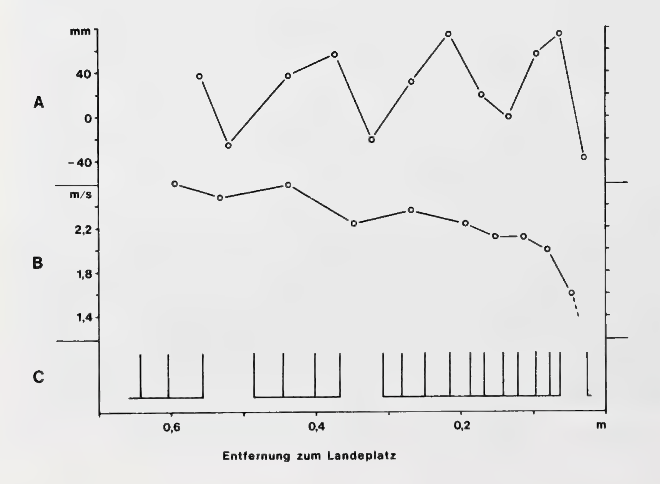


Abb. 6. Anflug eines *Desmodus rotundus murinus* auf den Landeplatz. A: Flügelstellung; es ist der vertikale Abstand des Daumens vom oberen Incisivus angegeben; B: Fluggeschwindigkeit; C: Orte der Lautaussendung bezogen auf den oberen Incisivus

In der Mitte des Flugtunnels legt das Tier etwa 7 cm zwischen 2 Lauten einer Gruppe zurück, der Abstand zwischen 2 Lautgruppen beträgt 10 bis 12 cm. Den Reziprokwert des Lautabstandes bezeichnete SCHNITZLER (1967) als Lautdichte („pulse density"). Sie beträgt hier 14 bzw. 9 Laute/m. Da in der Schlußphase des Fluges die Laute sehr schnell hintereinander abgegeben werden und gleichzeitig die Fluggeschwindigkeit abnimmt, ist die Lautdichte stark erhöht. Bei einer Wiederholrate von 70 Lauten/s und einer Geschwindigkeit von 2 m/s kurz vor der Landung errechnet sich eine Lautdichte von 35 Lauten/m, was einem Lautabstand von 3 cm entspricht.

Lautintensität

Die Intensität der Ruhelaute, 10 cm vor dem Maul der Fledermäuse gemessen, betrug stets 70 bis max. 84 dB (Spitzenwerte relativ $2 \cdot 10^{-5}$ N/m^2). Im Flugtunnel registrierte das Mikrophon diesen Schalldruck jedoch schon aus einer Entfernung von 2,5 m, was darauf hindeutet, daß die im Fluge ausgesendeten Ortungslaute beträchtlich intensiver sein müssen.

Obwohl sich das Tier während des Fluges dem Mikrophon nähert, ändert sich die von der Apparatur angezeigte Amplitude nur wenig. In Abb. 7 ist der vom Mikrophon registrierte Schalldruck in Abhängigkeit von der Entfernung zum Landeplatz aufgetragen. Vom Startpunkt aus nimmt die Intensität zunächst leicht zu; im Bereich von 1,5 bis 0,2 m vor dem Landeplatz bleibt dann der Schalldruck der Laute konstant zwischen 78 und 80 db. Für diesen Bereich wurde eine Annäherungsgerade für die Amplituden errechnet und in das Diagramm eingezeichnet.

Um vergleichbare Aussagen über den vom Tier erzeugten Schalldruck machen zu können, wurde der unterschiedliche Mikrophonabstand ausgeglichen, und jeder Wert auf die Schallintensität in 10 cm Entfernung zum Tier umgerechnet. Bei der geometrischen Abschwächung wurde angenommen, daß sich die Wellenfront des Ortungslautes als Kugelwelle ausbreitet (GRIFFIN 1971; SALES und PYE 1974) und entsprechend eine quadratische Abnahme der Energie eingesetzt. Durch die parallelen Wände des Flugtunnels ist die Abnahme vermutlich etwas geringer als die theoretischen 6 db für jede Verdoppelung des Abstandes (WILEY und RICHARDS 1978). Dieser Effekt ist jedoch schwer kalkulierbar, besonders für kurze Schallereignisse, und wurde deshalb nicht berücksichtigt. Die atmosphärische Abschwächung betrug für die gegebenen Luftfeuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse 2–5 dB/m je nach Frequenz. Die Umrechnung erfolgte mit 3 dB/m. Diese normierten Amplituden sind durch Dreiecke im Diagramm markiert (Abb. 7). Auf gleiche

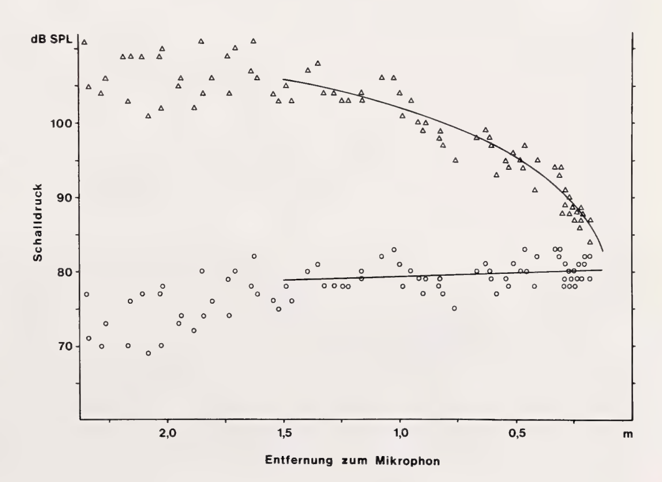


Abb. 7. Intensität der Orientierungslaute in Abhängigkeit von der Entfernung zum Landeplatz bei 3 Flügen eines *Desmodus rotundus murinus.* Kreise: vom Mikrophon registrierter Schalldruck mit Annäherungsgerade; Dreiecke: Schalldruck und Annäherungskurve jeweils auf 10 cm Abstand vom Maul der Fledermaus umgerechnet

Weise wurde auch die Annäherungsgerade umgerechnet. Bis zu einer Entfernung von 1,5 m beträgt die normierte Intensität der Ortungslaute 102 bis 110 dB. Bei weiterer Annäherung nimmt die Amplitude erst langsam, dann immer schneller ab. In 0,2 m Entfernung liegt der Schalldruck nur noch zwischen 85 und 90 dB SPL.

Frequenzaufbau

Der Frequenzaufbau der Fluglaute entspricht prinzipiell dem der Ruhelaute (2 bis 4 abwärts modulierte Harmonische). Die intensivsten Lautkomponenten sind der 1. und 2. Oberton (Tab. 1). Im Gegensatz zu den Ruhelauten ist hier aber der Grundton meistens, der 3. Oberton fast immer vorhanden. Die Intensität dieser beiden Harmonischen ist gegenüber dem Hauptfrequenzbereich in der Regel um 20 bis 25 dB geringer; vereinzelt treten Laute auf, in denen sie mit einer Differenz von nur 12 bis 15 dB etwas stärker hervortreten. Der Frequenzumfang stimmt ebenfalls weitgehend mit dem der Ruhelaute überein; bei *Desmodus rotundus murinus* findet sich eine leichte Erniedrigung der unteren Frequenzgrenzen.

Lautparameter der Fluglaute ($\bar{x} \pm s$) von *Desmodus r. rotundus (D.r.r.)* und *Desmodus rotundus murinus (D.r.m.)* bei einer Entfernung vom Landeplatz von 1 bis 2 m

		G	1. Ob.	2. Ob.	3. Ob.
D.r.r.	f_A	36,9 ± 2,4	80,4 ± 1,4	102,2 ± 3,3	113,9 ± 3,2
	f_{max}	32,9 ± 2,9	65,9 ± 2,0	78,4 ± 2,0	105,5 ± 2,8
	f_E	27,6 ± 2,0	47,2 ± 2,1	66,8 ± 2,5	97,6 ± 4,3
	I	–20 ± 4,6	–	+2 ± 2,9	–21 ± 4,5
D.r.m.	f_A	34,3 ± 1,5	74,2 ± 2,6	97,4 ± 3,1	107,6 ± 3,8
	f_{max}	29,2 ± 3,4	61,5 ± 2,6	76,0 ± 1,6	97,6 ± 3,9
	f_E	24,8 ± 3,0	43,1 ± 2,1	62,8 ± 2,6	90,7 ± 3,7
	I	–25 ± 2,5	–	+3 ± 2,0	–15 ± 3,7

G = Grundton; Ob. = Oberton; f_A = Anfangsfrequenz (kHz); f_{max} = Frequenz der maximalen Intensität; f_E = Endfrequenz; I = Intensitätsdifferenz (dB) zum 1. Oberton

Bei Annäherung an den Landeplatz bleibt der Frequenzumfang der einzelnen Harmonischen zunächst erhalten. Da sich die Laute dabei verkürzen, muß der Frequenzabfall steiler werden. Wie Abb. 8 zeigt, steigt die Modulationsrate des 1. Obertones bei *Desmodus rotundus murinus* während des Fluges von 25–30 kHz/ms auf 50–60 kHz/ms an. Erst auf den letzten 0,3 Metern der Flugstrecke, in der letzten Lautgruppe, sind Einbußen im Frequenzumfang zu verzeichnen (Abb. 9). Besonders der Anfang des ersten Obertones

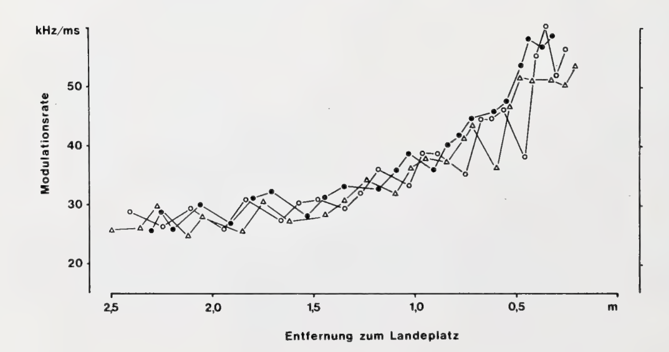


Abb. 8. Modulationsrate (1. Oberton) bei 3 Flügen eines *Desmodus rotundus murinus* in Abhängigkeit von der Entfernung zum Landeplatz

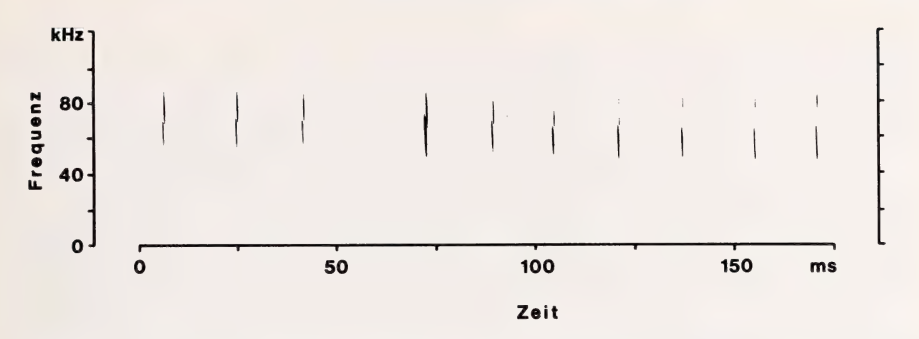


Abb. 9. Sonagramm der Fluglaute eines *Desmodus rotundus murinus.* Der Ausschnitt umfaßt das Ende der zweitletzten Lautgruppe und den Anfang der Schlußgruppe

und das Ende des zweiten Obertones werden beschnitten, was dazu führt, daß sich diese beiden Harmonischen nicht mehr überlappen.

Diskussion

Während des Fluges werden an das Echoortungssystem der Fledermäuse spezielle Anforderungen gestellt (z. B. Vermeidung von Hindernissen, Landung, Lokalisation der Nahrung), die erwarten lassen, daß sich die Tiere in ihrem Ortungsverhalten an die verschiedenen Orientierungssituationen anpassen. Im Flugtunnel lassen sich einige charakteristische Veränderungen in der Lautproduktion erfassen, die bei Annäherung an einen Landeplatz auftreten.

Die Kombination von Lautregistrierung und Stroboskopaufnahmen ermöglicht es, die Lautaussendung der Flugphase zuzuordnen. Bei *Desmodus* beginnt jede Lautgruppe jeweils am Anfang des Aufschlages und endet im ersten Drittel des folgenden Abschlages. Eine ähnliche Zuordnung fand Schnitzler (1970) bei *Chilonycteris rubiginosa,* allerdings erstreckt sich hier die Lautgruppe etwas weiter in den Abschlag hinein. *Rhinolophus ferrumequinum* beginnt die Aussendung des ersten Lautes einer Zweiergruppe mitten im Aufschlag, die des zweiten am Beginn des Abschlages (Schnitzler 1971). Bei der südamerikanischen *Phyllostomus hastatus* findet sich eine Zuordnung von Lautaussendung und Flügelschlag, die mit *Desmodus* übereinstimmt (Suthers et al. 1972). In diesen Experimenten konnte auch nachgewiesen werden, daß die Exspiration in der Aufschlagphase erfolgt. Überträgt man diesen Befund auf *Desmodus,* so korrespondiert der erste Laut einer Gruppe mit dem Beginn der Ausatmung. Nur bei der Schlußgruppe erstreckt sich die Lautaussendung über fast zwei Flügelschläge ohne ersichtliche Pause. Es ist unklar, ob hierbei auch während der Inspiration Laute abgegeben werden. Diese Möglichkeit wird für die Fledermäuse diskutiert (Roberts 1972). Während eine Schallproduktion im Kehlkopf sowohl bei einwärts als auch bei auswärts gerichtetem Luftstrom prinzipiell denkbar ist (Hartridge 1945), geben Roberts (1972) und Suthers et al. (1972) experimentelle Hinweise, daß die Lauterzeugung auch während der Einatmung mit einer kurzen Umkehr des Luftstromes verbunden ist.

Beim Zurücklegen der knapp 3 m langen Flugstrecke änderten sich die Dauer, die Wiederholrate und die Intensität der Ortungslaute. Mit ca. 1,5 ms waren die Ortungslaute am Anfang des Fluges erheblich länger als die Ruhelaute (< 1 ms). Möhres und Neuweiler (1966), die bei *Megaderma lyra* ebenfalls längere Laute im freien Flug feststellten, weisen darauf hin, daß dadurch die Gesamtenergie der Laute erhöht ist. Deshalb ist die größere Lautdauer, wie sie am Beginn des Fluges auftritt, als ein Mittel anzusehen, die Reichweite der Ortungssignale zu steigern. In der Endphase des Fluges wurde die Dauer auf minimal 0,3 ms reduziert. Diese kurzen Laute enthalten nur noch 20 bis 25 einzelne

Wellen. Eine Verkürzung der Laute im Lande- oder Beuteanflug ist von vielen Fledermausarten bekannt (Suthers 1965; Cahlander et al. 1964). Meist wird sie mit der Vermeidung von Überschneidungen zwischen Laut und Echo begründet (Novick 1971). Bei *Desmodus* allerdings sind die Laute – abgesehen von den letzten 0,2 m der Flugstrecke – wesentlich kürzer als zur Vermeidung von Überlappungen nötig ist, selbst wenn man gemäß der Optimalempfängertheorie eine Signaldauer von weniger als der halben Laufzeit fordert (Glaser 1974; Neuweiler 1977). So wird schon in 0,75 m Entfernung – dies entspricht einer Gesamtlaufzeit von 4,5 ms – die Lautdauer unter 1 ms gesenkt. Wichtiger scheint demnach zu sein, daß kurze Laute in einer komplexen Umgebung mit unterschiedlich weit entfernten Objekten viele diskrete oder wenig überlappende Echos erzeugen, während bei langen Signalen die Reflexionen der Umgebung zu einem einzigen langen Echo verschmelzen (Simmons 1977).

Griffin (1958) stellte *Desmodus* wegen der geringen Intensität der Ortungslaute zu den „flüsternden Fledermäusen". Die Ruhelaute besitzen mit ca. 80 dB SPL nur 1/100 des Schalldruckes der Vespertilioniden- und Rhinolophidenlaute (Schmidt und Joermann 1981). Im Flug jedoch können auch die „flüsternden Fledermäuse" die Intensität ihrer Ortungslaute erhöhen. Bei *Desmodus* konnten hierbei bis zu 110 dB (auf 10 cm Abstand umgerechnet) registriert werden. Das entspricht dem 30fachen Schalldruck der Ruhelaute. Allerdings verändert sich die Intensität der Laute während des Fluges. Ca. 1,5 m vor dem Landeplatz wird der Schalldruck zunächst langsam, dann immer schneller reduziert, bis kurz vor der Landung mit ca. 85 dB der Intensitätsbereich der Ruhelaute erreicht ist. Bei gleichbleibender Lautintensität würde die Echointensität bei Annäherung an das angepeilte Ziel stark anwachsen (für kleine Objekte um 12 dB bei jeder Halbierung des Abstandes; Cracknell 1980). Die Reduzierung des Schalldruckes beim Anflug auf den Landeplatz wirkt also dem Anstieg der Echointensität entgegen. Durch die Verringerung der Lautdauer in der Endphase des Fluges wird die Gesamtenergie von Laut und Echo beim Landeanflug zusätzlich verringert.

Eine Abnahme der Intensität während des Fluges wurde auch von Bradbury (1970) bei *Vampyrum spectrum* beobachtet. Er sieht darin eine Möglichkeit für die Fledermäuse, störende Echos von Objekten in der Nähe des Landeplatzes zu vermeiden und so das angepeilte Ziel akustisch zu isolieren. Ein weiterer Grund ist in der neurologischen Verarbeitung des Echos zu suchen. Elektrophysiologische Experimente haben gezeigt, daß viele Neuronen in der Hörbahn sog. „closed tuning curves" besitzen, d. h. auf einen bestimmten Intensitätsbereich abgestimmt sind (Grinnell 1963a; Grinnell und Hagiwara 1972; Vater et al. 1979). Geringe Erholzeiten („recovery cycles") dieses Typs deuten auf eine Funktion als Echodetektoren hin (Grinnell 1963b; Pollak et al. 1977). Solche Neuronen setzen voraus, daß die Echos eine bestimmte Intensität nicht überschreiten.

Als dritter Parameter ändert sich während des Fluges die Intervallzeit zwischen den Lauten. Wie von den meisten Fledermausarten bekannt wird sie auch bei *Desmodus* bei Annäherung an den Zielpunkt kürzer (Griffin et al. 1960; Suthers 1967; Griffin und Simmons 1974). Dadurch erhält das Tier mehr Informationen über den Landeplatz. Eine höhere Wiederholrate ist möglich, da sich die Laufzeit zwischen Lautaussendung und der Ankunft des Echos verringert. Bei *Desmodus* ändern sich Lautdauer und Wiederholrate in der Weise, daß immer 4 bis 5 % der Zeit mit Lauten ausgefüllt sind. Einen ähnlichen „duty cycle" errechneten Simmons et al. (1979) auch für *Phyllostomus hastatus*.

Die Navigationsprobleme, die sich den Fledermäusen während der Landung stellen, sind bei allen Arten ähnlich. Daraus läßt sich auch verstehen, daß trotz der z. T. beträchtlichen artspezifischen Unterschiede der Laute das Ortungssystem bei allen bisher untersuchten Arten in gleicher Weise reagiert. Stets werden bei Annäherung an ein Ziel kürzere Laute in schnellerer Folge ausgesendet. Inwieweit auch die Intensitätsänderung ein allgemeines Prinzip darstellt, muß durch weitere, vergleichende Untersuchungen geklärt werden.

Zusammenfassung

In einem Flugtunnel wurde untersucht, wie sich die Ortungslaute der Gemeinen Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus,* bei Annäherung an einen Landeplatz verändern. Durch Stroboskopaufnahmen konnte die Aussendung der Laute mit der Flügelstellung korreliert werden.

Die Ultraschall-Orientierungslaute werden im Flug in Gruppen abgegeben. Bei Annäherung an den Landeplatz wird die Anzahl der Laute pro Gruppe erhöht (von 2 auf 5; Schlußgruppe mit 10 bis 14 Lauten) und die Intervallzeit verkürzt (von 26–28 ms auf 12–14 ms). Die Dauer einer Lautgruppe mit nachfolgender Pause beträgt 85 bis 100 ms und entspricht einer Flügelbewegung. Dabei wird die Lautgruppe im Aufschlag erzeugt, die Pause erfolgt im Abschlag. Während des Fluges reduziert sich die Dauer der einzelnen Laute von ca. 1,4 auf 0,4 ms. Lautdauer und Wiederholrate ändern sich in der Weise, daß immer 4 bis 5 % der Zeit mit Lauten ausgefüllt sind.

Der allgemeine Frequenzaufbau entspricht dem der Ruhelaute (zwei abwärts modulierte Harmonische); nur in der Schlußphase wird der Frequenzumfang dieser beiden Lautanteile eingeschränkt. Die Modulationsrate der niedrigen Frequenzkomponente steigt bei *Desmodus rotundus marinus* von 25–30 kHz/ms im freien Flug auf 50–60 kHz/ms in der Landephase. Im freien Flug beträgt die Intensität ca. 110 dB SPL (umgerechnet auf 10 cm Abstand vom Kopf des Tieres). In der Annäherungsphase wird die Amplitude herabgesetzt (bis auf 85 dB). Die mögliche Bedeutung dieses Effektes wird diskutiert.

Literatur

Bradbury, J. W. (1970): Target discrimination by the echolocating bat *Vampyrum spectrum.* J. Exp. Zool. **173**, 23–46.

Cahlander, D. A.; McCue, J. J. G.; Webster, F. A. (1964): The determination of distance by echolocating bats. Nature **201**, 544–546.

Cracknell, A. P. (1980): Ultrasonics. London and Basingstoke: Wykeham Publications.

Glaser, W. (1974): Zur Hypothese des Optimalempfangs bei der Fledermausortung. J. Comp. Physiol. **94**, 227–248.

Griffin, D. R. (1958): Listening in the dark. New Haven: Yale University Press.

Griffin, D. R.; Webster, F. A.; Michael, C. R. (1960): The echolocation of flying insects by bats. Anim. Behav. **8**, 141–154.

Griffin, D. R. (1971): The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). Anim. Behav. **19**, 55–61.

Griffin, D. R.; Simmons, J. A. (1974): Echolocation of insects by horseshoe bats. Nature **250**, 731–732.

Grinnell, A. D. (1963a): The neurophysiology of audition in bats: Intensity and frequency parameters. J. Physiol. **167**, 38–66.

Grinnell, A. D. (1963b): The neurophysiology of audition in bats: Temporal parameters. J. Physiol. **167**, 67–96.

Grinnell, A. D.; Hagiwara, S. (1972): Adaptations of the auditory nervous system for echolocation. Studies of New Guinea bats. Z. vergl. Physiol. **76**, 41–81.

Gustafson, Y.; Schnitzler, H.-U. (1979): Echolocation and obstacle avoidance in the hipposiderid bat *Asellia tridens.* J. Comp. Physiol. **131**, 161–167.

Hartridge, H. (1945): Acoustical control in the flight of bats. Nature **156**, 490–494.

Möhres, F. P.; Neuweiler, G. (1966): Die Ultraschallorientierung der Großblatt-Fledermäuse (Chiroptera – Megadermatidae). Z. vergl. Physiol. **53**, 195–227.

Neuweiler, G. (1977): Echoortung. In: Lehrbuch der Biophysik. Ed. by W. Hoppe, W. Lohmann, H. Markl, H. Ziegler. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag. 585–600.

Novick, A. (1971): Echolocation in bats: Some aspects of pulse design. Am. Sci. **59**, 198–209.

Pollak, G. D.; Bodenhamer, R.; Marsh, D. S.; Souther, A. (1977): Recovery cycles of single neurons in the inferior colliculus of unanesthetized bats obtained with frequenzcy-modulated and constant-frequency sounds. J. Comp. Physiol. **120**, 215–250.

Roberts, L. H. (1972): Correlation of respiration and ultrasound production in rodents and bats. J. Zool. **168**, 439–449.

Sales, G; Pye, D. (1974): Ultrasonic communication by animals. London: Chapman and Hall.

Schmidt, U.; Joermann, G. (1981): Echoortung bei der Vampirfledermaus, *Desmodus rotundus.* I. Charakteristika der Ruhelaute einer kolumbianischen und einer mexikanischen Population. Z. Säugetierkunde **46,** 129–136.

Schmidt, U.; Schmidt, C. (1977): Echolocation performance of the vampire bat *(Desmodus rotundus).* Z. Tierpsychol. **45,** 349–358.

Schnitzler, H.-U. (1967): Discrimination of thin wires by flying horseshoe bats (Rhinolophidae). In: Animal sonar systems. Ed. by R. G. Busnel. Jouy-en-Josas: Laboratoire physiologie acoustique. Vol. I, 69–87.

— (1968): Die Ultraschall-Ortungslaute der Hufeisen-Fledermäuse (Chiroptera-Rhinolophidae) in verschiedenen Orientierungssituationen. Z. vergl. Physiol. **57**, 376–408.
— (1970): Echoortung bei der Fledermaus *Chilonycteris rubiginosa*. Z. vergl. Physiol. **68**, 25–38.
— (1971): Fledermäuse im Windkanal. Z. vergl. Physiol. **73**, 209–221.
SIMMONS, J. A. (1977): Localization and identification of acoustic signals, with reference to echolocation. In: Recognition of complex acoustic signals. Ed. by T. BULLOCK. Dahlem Workshop, Berlin, 239–277.
SIMMONS, J. A.; FENTON, M. B.; O'FARRELL, M. J. (1979): Echolocation and pursuit of prey by bats. Science **203**, 16–21.
SUTHERS, R. A. (1965): Acoustic orientation by fish-catching bats. J. Exp. Zool. **158**, 319–348.
— (1967): Comparative echolocation by fishing bats. J. Mammalogy **48**, 79–87.
SUTHERS, R. A.; THOMAS, S. P.; SUTHERS, B. J. (1972): Respiration, wing-beat, and ultrasonic pulse emission in an echo-locating bat. J. Exp. Biol. **56**, 37–48.
VATER, M.; SCHLEGEL, P.; ZÖLLER, H. (1979): Comparative auditory neurophysiology of the inferior colliculus of two molossid bats, *Molossus ater* and *Molossus molossus*. I. Gross evoked potentials and single unit responses to pure tones. J. Comp. Physiol. **131**, 137–145.
WILEY, R. H.; RICHARDS, D. G. (1978): Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. Behav. Ecol. Sociobiol. **3**, 69–94.

Anschrift der Verfasser: GERHARD JOERMANN, Prof. Dr. UWE SCHMIDT, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Observations on *Pygoderma bilabiatum* (Wagner)

By P. MYERS

Museum of Zoology, University of Michigan

Receipt of Ms. 1. 10. 1980

Abstract

Studied aspects of the biology of *Pygoderma bilabiatum* (Wagner). The capture of 98 individuals at localities in Paraguay demonstrates that the habitat of this species is tropical forest, that reproduction occurs during the fall and winter (March, July, and August), and that the preferred food is a rapidly digested substance that leaves neither fiber nor seeds in the digestive tract. Karyotypes were obtained from 13 individuals and show 2N = 30,31 and FN = 56. Measurements of the crania of 18 males and 31 females, and the skins of 12 males and 22 females, demonstrate striking sexual dimorphism ($p < .02$ for all characters measured and $< .001$ for most) with females larger. The possibility that *Stenoderma (Pygoderma) microdon* Peters is based on male *P. bilabiatum* is discussed. Finally, sexual dimorphism in soft anatomical structures of the face, neck, and thorax is noted.

Introduction

Pygoderma bilabiatum is a rare bat inhabiting Amazon and Paraná rainforests in South America. It usually is grouped with seven other stenodermine genera with white shoulder patches and shortened rostra: *Ametrida, Ardops, Ariteus, Phyllops, Stenoderma, Sphaeronycteris,* and *Centurio* (the white-shouldered bats; GREENBAUM et al. 1975; GARDNER 1977a). Almost nothing is known of its natural history; its morphology is known primarily from skin and skull; and it is the only stenodermine genus for which the karyotype is unreported (GREENBAUM et al. 1975). Recent field work in Paraguay has resulted in the capture of 98 *Pygoderma*, and permits a few observations on its natural history and morphology.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4603-0146 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 146–151

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Results

Habitat

All specimens were captured in mist nets hung in mature tropical forest or second growth bordering forest. Nets were placed in trails, at the edges of clearings, and over streams. Bats entered the nets at heights ranging from within 1 m of the ground to roughly 10 m above ground, the highest level at which nets were set. The first bats each evening were captured well after dark, and bats generally continued to be captured until nets were closed at about midnight.

Karyotype

Fourteen individuals (11 females and 3 males) were successfully karyotyped using mitotic material obtained from in vivo treatment of bone marrow (Fig. 1). The karyotype has 2N = 30,31 and FN = 56. It appears identical to that of *Ametrida, Ardops, Ariteus,*

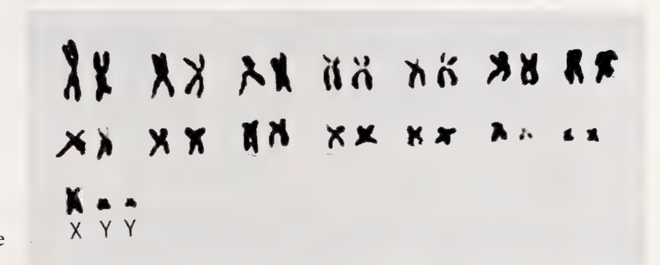


Fig. 1. Karyotype of a male *Pygoderma bilabiatum*

Phyllops, and *Stenoderma,* (Greenbaum et al. 1975, fig. 1) and lacks the extra pair of small metacentrics seen in *Centurio* and *Sphaeronycteris.* The X chromosome is a medium-sized metacentric; the two Y's are small submetacentrics or subtelocentrics. The 2N = 30,31, FN = 56 karyotype is common among stenodermines, and may represent a shared primitive character. The karyotype of *Pygoderma* is thus consonant with the cladograms presented by both Baker (1973) and Gardner (1977a).

Reproduction

A single female captured in March was pregnant. Two captured in June were neither pregnant nor lactating. In July, 11 of 21 were pregnant; in August, 47 of 54. Embryos of all sizes were observed in both the July and August samples, implying an extended breeding season. Females invariably carried as single young. Oddly, while females with enlarged nipples were common, we observed none from which milk could be expressed. Further, only one bat with unfused epiphyses was captured (16 July). This pattern of winter pregnancy contrasts with the winter hiatus in breeding reported for four species of vespertilionid bats by Myers (1977).

Sexual dimorphism

Pygoderma females are larger than males, to a degree unusual among phyllostomatid bats (though exceeded by another white-shouldered bat species, *Ametrida centurio* [Peterson 1965], and approached by *Ardops* [Jones and Schwartz 1967] and *Stenoderma* [Jones et al. 1971]). Twelve cranial and two wing characters were measured for 17 males and 31 females from two localities in eastern Paraguay (vicinity of Curuguaty, Dept. Canendiyu, 20 females and 13 males; vicinity of San Rafael, Dept. Itapua, 11 females and 5 males)

(table). No significant variation between localities was detected, and the samples were combined. Females differed significantly from males in all characters, with the strongest differences found in wing and dental characteristics. Ranges of measurements for males and females do not overlap in length of forearm or third metacarpal, length of maxillary toothrow, width of palate measured from the labial edge of one M^2 to the labial side of the other, or across P^4's.

Males further differ from females in the extreme development of a doughnut-shaped mass of glandular tissue surrounding each eye (Fig. 2). Similar swellings are seen in *A. centurio* (Peterson 1965), though that shown in Peterson's figure and in a single specimen (female) at the Museum of Zoology of the University of Michigan is comparatively slight. The gland is present in female *Pygoderma* but never developed to the same extent as in males. The fur on the anterior chest and shoulders of males is also unusual, appearing to have been worn away leaving much exposed skin. Females also show a similar but lesser loss. Males and females share with *Centurio* a T-shaped glandular swelling on the ventral surface of the lower jaw. Finally, both sexes posses a swollen, glandular mass lateral to the noseleaf, marked by a distinctive set of five or six vibrissae on each side, apparently homologous with the flap in that position remarked by Peterson (1965) in *Ametrida.* A ridge lateral to the noseleaf is not unique to the white-shouldered bats, however, but is found in many phyllostomatids. It appears unusually flap-like in *Ametrida* and *Phyllops haitiensis*, and larger than average for stenodermines in *Pygoderma.* Both this ridge and the structure on the lower jaw appear slightly larger in male *Pygoderma* than in females.

Paradiso (1967) noted that the fleshy protruberances on the faces of *Centurio* males

Sexual dimorphism in *Pygoderma bilabiatum*[1]

Character	Means and ranges female	male	F[2]	dimorphism[3]
Forearm	39.79 (38.90–41.40)	36.96 (36.20–38.10)	159.81**	.071
Third metacarpal	40.96 (40.00–42.30)	37.87 (36.70–39.20)	119.77**	0.76
Greatest length skull	20.61 (20.12–21.03)	19.81 (19.36–20.28)	124.59**	.039
Condylobasal length	18.08 (17.80–18.36)	17.21 (16.81–17.64)	227.77**	.048
Mastoid breadth	12.50 (12.13–13.04)	12.16 (11.62–12.56)	26.05**	.028
Zygomatic width	14.31 (13.77–15.35)	13.72 (13.42–14.08)	38.38**	.041
Interorbital constriction	7.66 (7.14–8.12)	7.53 (7.24–7.77)	6.04*	.018
Maxillary toothrow	6.14 (5.89–6.46)	5.55 (5.33–5.75)	230.85**	.096
Length M^2	.76 (.61–.94)	.56 (.43–.67)	76.55**	.269
Width P^4	1.70 (1.57–1.83)	1.51 (1.41–1.61)	100.16**	.115
Breadth across M^2's	6.14 (5.73–6.66)	5.18 (4.89–5.58)	271.90**	.155
Breadth across P^4's	8.24 (7.92–8.56)	7.40 (7.19–7.68)	320.21**	.102
Breadth across canines	6.53 (6.30–6.89)	6.14 (5.95–6.36)	65.65**	.059

[1] n = 18 males, 31 females for cranial measurements; 12 males, 22 females for wing measurements.
[2] * p = .018; ** $p < .0001$.
[3] (female – male) / female



Fig. 2. Ventral and side views of the head and thorax of a male *Pygoderma bilabiatum*. The inset shows a partial dissection revealing the glandular mass of tissue surrounding the eye

were more pronounced than those on females. In a small sample he found no significant sexual dimorphism in cranial or wing measurments.

Stenoderma (Pygoderma) microdon Peters (1863) is described from two male bats from Surinam. Peters does not compare his species directly with *P. bilabiatum*, the type of which is a female (Wagner 1843; Carter and Dolan 1978); the distinguishing feature, however, appears to be its small size. The species is generally regarded as a synonym of *P. bilabiatum* (e.g., Cabrera 1958), though Husson (1978) appears to consider it as potentially distinct. The measurements and description of the type given by Peters, as well as those recorded by Carter and Dolan (1978), fit well the male *P. bilabiatum* described here, and it seems most reasonable to continue to regard *P. microdon* as a junior synonym of *P. bilabiatum*. *Pygoderma* thus may provide another case, with *Ametrida centurio* and *minor* (Peterson 1965), where males of a species of phyllostomatid have received a separate name from females due to unusual sexual dimorphism in size.

Digestive system

Gross stomach morphology resembles closely that of *Artibeus lituratus* (Forman 1972; this study n = 7). I also compared *Pygoderma* stomachs (n = 13) to those of *Vampyrops lineatus* (n = 7), *Centurio* (n = 7, and Forman 1973), and *Sturnira lilium* (n = 3, and Forman 1972). Considerable variation in morphology was noted within each species. In *Pygoderma* the recurved aboral portion of the stomach is long relative to that of *A. lituratus, V. lineatus*, and *S. lilium*. The cardiac caecum is more sharply defined than that of *A. lituratus* and *S. lilium*, but less elongate than that of *V. lineatus* or *Centurio*. In general, however, the stomachs of the stenodermines are very similar, while that of *S. lilium* differs in the manner described by Forman (1972). No trace of a caecum such as that seen in *Carollia* (Schultz 1965) was detected.

The stomachs and intestines of the 13 *Pygoderma* dissected were entirely empty, except for a very small amount of amorphous green material at the distal end of the intestine. No fiber, seeds, or insects parts were discovered. The stomachs and intestinal contents of eight

A. lituratus, seven *V. lineatus*, and three *S. lilium* captured during the same period and handled in the same manner as the *Pygoderma* also were scanned. The stomachs of most bats were largely empty, though some material usually was present between gastric rugae. Considerably more material was found in the intestine of the latter three species than in *Pygoderma*. In *A. lituratus*, two tracts were empty; six contained amorphous green and white material; one had seeds; one, fiber; and two, insect parts. In *V. lineatus*, five contained amorphous material; one, fiber; and one, seeds. In *S. lilium*, one was empty and two contained fiber and seeds. The difference in contents and degree of emptiness of the digestive tract between *Pygoderma* and the other species suggests strongly that *Pygoderma* feeds on rapidly digested material that leaves no fiber or seeds, such as large pulpy or overripe fruits. A similar diet has been suggested for *Centurio* (GARDNER 1977b; BONACCORSO 1975) and *Stenoderma* (GENOWAYS and BAKER 1972).

Specimens examined

All specimens reported here are in the Museum of Zoology, University of Michigan.

Ametrida centurio. – Brazil. Pará, Obidos (1 female).
Artibeus lituratus. – Paraguay. Dept. Canendiyu: 6.3 km by rd NE Curuguaty (3 males); Dept. Paraguarí: Parque Nacional Ybycui (1 male, 4 females).
Centurio senex. – Costa Rica. Guanacaste: 1/2 mi E Finca Jiminez (3 males, 4 females).
Phyllops haitiensis. – Haiti. Dept. du Sud: Paillant, 6 km SW Miraguane (1 female).
Pygoderma bilabiatum. – Paraguay. Dept. Caaguazu: 24 km NNW Carayao (1 female). Dept. Canendiyu: 6.3 km by rd NE Curuguaty (4 males, 9 females); 13.3 km by rd NE Curuguaty (16 males, 41 females). Dept. Itapua: 2 km NNW San Rafael (4 males, 4 females); 3.5 km E San Rafael (6 females); 8 km N San Rafael (2 males, 6 females). Dept. San Pedro: 1.2 km by road N Río Aguaray-Guazu (2 males, 3 females).
Sturnira lilium. – Paraguay. Dept. Paraguarí: Parque Nacional Ybycui (2 males, 1 female).
Vampyrops lineatus. – Paraguay. Dept. Central: Asunción, Recoleta (1 male, 4 females); Dept. Paraguarí: Parque Nacional Ybycui (1 male, 1 female).

Acknowledgements

Field work was supported by grants from the National Science Foundation (DEB 7704887) and the Rackham Foundation, University of Michigan. I was ably assisted in the field by G. K. CREIGHTON, L. G. MYERS, R. M. MYERS, R. W. STORER, and R. S. VOSS. I also gratefully acknowledge the hospitality of the Borjessons at Curuguaty, and the Florida Peach Corporation at San Rafael.

Zusammenfassung

Beobachtungen an Pygoderma bilabiatum (Wagner)

98 in Paraguay gefangene Fledermäuse der wenig bekannten Art *Pygoderma bilabiatum* (Wagner) bilden die Grundlage für neue Angaben zu ihrer Biologie und Taxonomie. Ihr Lebensraum ist der tropische Wald. Trächtige Weibchen wurden im Herbst und Winter (März, Juli und August) angetroffen. Ihre Nahrung muß leicht verdaulich sein und hinterläßt im Darmtrakt weder Fasern noch Samen. Die Chromosomenzahl beträgt $2n = 30$ oder 31, $NF = 56$ (13 Individuen untersucht). In fast allen Körper- und Schädelmaßen sind die Weibchen hoch signifikant größer als die Männchen. Die Beschreibung von *Stenoderma (Pygoderma) microdon* Peters bezieht sich vermutlich auf männliche *P. bilabiatum*. Ein Sexualdimorphismus besteht auch in Weichteilen von Gesicht, Hals und Thorax.

References

BAKER, R. J. (1973): Comparative cytogenetics of the new world leaf-nosed bats (Phyllostomatidae). Period. Biol. **75**, 37–45.
BONACCORSO, F. J. (1975): Foraging and reproductive ecology in a community of bats in Panama. PhD. dissertation, University of Florida. University Microfilms, Ann Arbor.
CABRERA, A. (1958): Catálago de los mamíferos de América del Sur. Part I. Revista Mus. Argentino de Ciencias Naturales (Ciencias Zoológicas) **4**, 1–307.
CARTER, D. C.; DOLAN, P. G. (1978): Catalogue of type specimens of neotropical bats in selected European museums. Special Publications, The Museum, Texas Tech University **15**, 1–136.
FORMAN, G. L. (1972): Comparative morphological and histochemical studies of stomachs of selected American bats. University of Kansas Science Bull. **69**, 591–729.

— (1973): Studies of gastric morphology in North American Chiroptera (Emballonuridae, Noctilionidae, and Phyllostomatidae). J. Mammalogy **54**, 909–923.
GARDNER, A. L. (1977a): Chromosomal variation in *Vampyressa* and a review of chromosomal evolution in the Phyllostomatidae. Syst. Zool. **26**, 300–318.
— (1977b): Feeding habits. In: Biology of the Phyllostomatidae, Part II. Ed. by BAKER, R. J.; JONES, J. K., jr.; CARTER, D. C. Special Publications, The Museum, Texas Tech University, no. **13**, 293–350.
GENOWAYS, H. H.; BAKER R. J. (1972): *Stenoderma rufum.* Mammalian Species **18**, 1–4.
GREENBAUM, I. F.; BAKER R. J.; WILSON, D. E. (1975): Evolutionary implications of the karyotypes of the stenodermine genera *Ardops, Ariteus, Phyllops,* and *Ectophylla.* Bull. S. Calif. Acad. Sci. **74**, 156–159.
HUSSON, A. M. (1978): The Mammals of Surinam. Leiden: E. J. BRILL.
JONES, J. K., jr.; SCHWARTZ, A. (1967): Bredin-Archbold-Smithsonian biological survey of Dominica. 6. Synopsis of bats of the Antillean genus *Ardops.* Proc. U.S. Nat. Mus. **124**, 1–13.
JONES, J. K., jr.; GENOWAYS, H. H.; BAKER, R. J. (1971): Morphological variation in *Stenoderma rufum.* J. Mammalogy **52**, 244–247.
MYERS, P. (1977): Patterns of reproduction of four species of vespertilionid bats in Paraguay. Univ. Calif. Publ. Zool. **107**, 1–41.
PARADISO, J. L. (1967): A review of the wrinkle-faced bats (*Centurio senex* Gray), with a description of a new species. Mammalia **31**, 595–604.
PETERS, W. (1863): Nachricht von einem neuen frugivoren Flederthiere, *Stenoderma (Pygoderma) microdon* aus Surinam. Monatsberichte Königlich Preuss. Akad. Wissensch., Berlin 1864, 83–85.
PETERSON, R. L. (1965): A review of the bats of the genus *Ametrida,* family Phyllostomatidae. Life Sci. Contr., R. Ontario Mus. **73**, 1–13.
SCHULTZ, W. (1965): Studien über den Magen-Darm-Kanal der Chiropteren. Z. Wissenschaftliche Zoologie **171**, 197–391.
WAGNER, A. (1843): Diagnosen neuer Arten brasilischer Handflügler. Arch. Naturgesch. **9**, 366.

Author's address: Dr. PHILIP MYERS, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48109, USA

Interspecific variation in *Apodemus* from the northern Adriatic islands of Yugoslavia

By PATRICIA G. DOLAN and T. L. YATES

The Museum, Texas Tech University, Lubbock, and Museum of Southwestern Biology, The University of New Mexico, Albuquerque

Receipt of Ms. 1. 7. 1980

Abstract

Reevaluated the systematic position of the endemic species *Apodemus krkensis* from the island Krk in Croatia, Yugoslavia.

Three hundred and thirty-two museum specimens of *Apodemus sylvaticus* (wood mouse) and *A. flavicollis* (yellow-necked mouse) from 10 insular, coastal, and inland localities in northwestern Yugoslavia were compared to seven specimens of the nominal species *A. krkensis* collected in 1975 near the type locality of Baška on the island of Krk. Results of a multivariate analysis of variance using 11 cranial characters showed *A. sylvaticus* could be distinguished with ease from *A. flavicollis* but that it was inseparable morphologically from *A. krkensis.* The only demonstrable difference between *A. sylvaticus* and *A. krkensis* was the gray pelage possessed by the latter. Microscopic examination of hairs from the dorsal pelage suggested that this variation in color centers around a reduction in pigment deposition and the number of melanosomes (pigment granules) synthesized by hairs of the underfur in *krkensis.* The paling effect is attributed to introduction of a mutant allele at the C (albino) locus. Inasmuch as additional collecting on northern Adriatic islands and the adjacent mainland has shown the gray form to be more widespread than previously thought, and because it occurs

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4603-0151 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 151–161

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

sympatrically with normally colored *sylvaticus* and there is no evidence that the two are reproductively isolated, *A. krkensis* is considered to be a color morph of, and conspecific with, the wood mouse *A. sylvaticus.*

Introduction

Field mice of the genus *Apodemus* are a distinctive group of murid rodents ranging throughout the Palearctic and Oriental regions. Of the 12 species currently recognized by CORBET (1978), *A. krkensis* is the least well known. It has been recorded only from the type locality of Baška on the island of Krk, and until this study was represented by only the three specimens of the type series (MIRIĆ 1968). During the summer of 1975, a joint Yugoslav-American field team working on the island of Krk in the northern Adriatic collected seven animals that, based on the gray coloration of the pelage and a series of cranial characters presented in the original description, appeared assignable to this nominal species. A striking similarity between these specimens and those of *A. sylvaticus,* with which it is sympatric, prompted us to review the taxonomic status of *A. krkensis.* In doing so we have used two similar species, *A. flavicollis* (yellow-necked mouse) and *A. sylvaticus* (wood mouse), for comparisons of morphology and pelage. Comparative samples were drawn from selected mainland localities as well as the islands of Krk and Rab in order to establish limits of geographic and populational variation.

It should be noted that the type series of *A. krkensis,* which is housed in Beograd, Yugoslavia, was unavailable to us for examination. As a consequence, conclusions reached herein must be regarded as tentative until such time as the holotype and paratypes can be studied. However, MIRIĆ (1968) provided a very detailed diagnosis of the taxon and our specimens fit his description in every feature. There is little doubt that the mice collected in 1975 represent additional records of *A. krkensis.*

Material and methods

This study was based on the examination of 339 museum specimens from the Republic of Croatia, Yugoslavia; all specimens currently are housed in the mammal collection of The Museum, Texas Tech University, Lubbock, Texas. General collecting sites, the number of animals examined, and the locality number assigned to each sample for the analysis (see Fig. 1) are as follows: *A. flavicollis,* Lekenik (103), locality 1; Senj (9), locality 7; Rab (9), locality 8; Posedarje (2), locality 9. *A. sylvaticus:* Posedarje (41), locality 2; Krk (100), locality 3; Rab (34), locality 4; Labin (11), locality 5; Senj (22),



Fig. 1. Localities of *Apodemus* sampled in this study from the Republic of Croatia in Yugoslavia. See text for explanation of numerals

locality 6. *A. krkensis*: Krk (7), locality 0. A detailed listing of the precise collecting localities for all specimens is on file at The Museum, Texas Tech University, and is available to interested persons on request. However, because specimens of the nominal species *A. krkensis* are rare, the localities and numbers of individuals taken from each are given here (distances are recorded in kilometers, km., from the town of Krk, and elevations are noted in meters, m.): 2.2 km. N, 5.4 km. E Krk, 175 m., 1; 2.6 km. S, 9.8 km. E Krk, 150 m., 1; 3.6 km. S, 4.8 km. E Krk, 100 m., 3; 4.7 km. S, 5.4 km. E Krk, 150 m., 2. A total of 14 external and cranial measurements were recorded for each individual included in the analysis: total length, tail length, hind foot length, greatest length of skull, condylobasal length, cranial depth, zygomatic breadth, cranial breadth, interorbital breadth (least), nasal length, length of incisive foramine, length of molar toothrow, breadth across molars (greatest), length of nasofrontal. All cranial measurements were made to the nearest 0.1 millimeter with the aid of dial calipers. External dimensions were taken directly from museum specimen labels.

Specimens were assigned to one of five age categories based on wear on the molar teeth. Classes were defined as: Class 0: little tooth wear evident, dentine not exposed, M3 with cusps distinct; Class 1: dentine exposed on most cusps, especially on M3, little wear on M2, no wear apparent on M1; Class 2: cusps on M3 forming serpentine enamel lophs, wear evident on M2 but not particularly noticeable on M1; Class 3: dentine on M2 making a continuous unbroken loop, cusps and enamel lophs still visible on M1; Class 4: central lophs entirely worn away on M3, M2, and M1.

Individual, age, and secondary sexual variation were analysed with the statistical analysis system (SAS) designed and implemented by Barr et al. (1976). Means were calculated for each character noted above and a one-way analysis of variance was used to test for differences among age classes and between sexes for each locality. If means were found to be significantly different, Duncan's multiple range test was applied to identify maximally nonsignificant subsets. Coefficients of variation (CV) were calculated to determine the extent of character variability.

Geographic variation was analyzed by means of univariate (mean, standard deviation, standard error) and multivariate statistics. To assess the degree of divergence among localities with all characters considered simultaneously, a multivariate analysis of variance (Manova) in SAS was used. This program provided weighted combinations of the measurements, which maximized the distinction between groups. Significant differences between groups were not assumed a priori, however. Four criteria (Hotelling-Lawley's Trace, Pilla's Trace, Wilke's Criterion, and Roy's Maximum Root Criterion) were used to test the hypothesis of no overall locality effect, that is, no significant morphological differences between or among samples. Characteristic roots and vectors were then extracted and mean canonical variates computed for each locality. New orthogonal axes, termed canonical variates, were constructed to extract the next best combination of characters to discriminate among samples. Characters with the least within-sample and greatest between-sample variation were emphasized. Each eigenvalue and its corresponding canonical variate (characteristic root) represent an identifiable fraction of the total variation. Sample means and individuals were plotted on those canonical variates that accounted for the greater fractions of total variation. The relative importance of each original variable to a particular canonical variate was computed by multiplying the vector variable coefficient (eigenvalue) by the mean value of the dependent variable, summing all variable values for a particular vector, and then calculating the per cent relative influence (per cent loading) of each variable per vector. Variation in the coloration of the middorsal pelage was examined with a Bausch and Lomb Spectronic 505 recording spectrophotometer equipped with a visible reflectance attachment. Trichromatic coefficients (X, Y, Z) were derived by the 10 selected ordinate method from curves of percentage reflectance in the range of wavelengths from 400 to 700 nanometers. This was done using the trichromatic coefficient computing chart for illuminant C produced by Bausch and Lomb. Specimens used in the color determination were selected to represent the entire range of variation interspecifically and geographically. Comparisons also were made, using a Nikon compound microscope without a filter attachment, of individual dorsal hairs in order to determine if differences in morphology or pigment distribution existed.

Results

Of the three forms of nongeographic variation (age, secondary sexual, individual) examined, analysis of variance revealed significant differences due to sex and age in all species at all localities. To minimize these influences, sexes were treated separately and only tooth wear classes 3 and 4 included in the subsequent analysis of geographic variation.

Individual variability was not pronounced in any character examined. Coefficients of variation for all characters ranged from 2.1-8.9 and were well within the limits of those reported for other small rodents (Long 1968). Cranial measurements, however, were

consistently less variable; for this reason, interpopulational and specific comparisons were restricted to the use of cranial characters.

Table 1

Mean followed by range, in parentheses, sample size, and standard error of the mean of selected cranial and external characters for adults of three nominal species of *Apodemus* from the Republic of Croatia, Yugoslavia

Localities from which samples were taken are: *A. flavicollis*, Lekenik; *A. sylvaticus*, Island Krk; *A. krkensis*, Island Krk. Measurements in italics are for a juvenile

			A. krkensis	
Character	*A. flavicollis*	*A. sylvaticus*	Topotypes	Types
Greatest length of skull				
Males	28.2 (26.8–29.4) n = 19, 0.20	26.9 (25.3–28.0) n = 37, 0.11	26.4 (25.0–27.7) n = 2, 0.14	27.2., *24.6*
Females	27.2 (25.7–28.5) n = 11, 0.28	26.2 (24.3–27.2) n = 22, 0.15	25.5 (24.4–26.2) n = 3, 0.06	27.3
Condylobasal length				
Males	25.6 (24.2–26.8) n = 19, 0.19	24.0 (22.9–24.9) n = 36, 0.09	23.7 (22.5–24.8) n = 2, 0.12	25.0, *22.4*
Females	24.7 (23.3–26.1) n = 11, 0.30	23.4 (21.5–24.7) n = 22, 0.15	22.7 (21.9–23.2) n = 3, 0.04	24.9
Zygomatic breadth				
Males	14.2 (13.1–15.0) n = 19, 0.12	13.3 (12.4–13.9) n = 36, 0.06	13.1 (12.9–13.2) n = 2, 0.02	13.5, *12.7*
Females	13.8 (12.9–14.3) n = 12, 0.14	13.1 (12.4–13.8) n = 20, 0.09	12.5 (12.1–12.8) n = 3, 0.02	13.7
Cranial breadth				
Males	12.1 (11.6–12.7) n = 19, 0.06	12.0 (11.3–12.5) n = 37, 0.05	11.8 (11.7–11.9) n = 2, 0.01	12.1, *12.0*
Females	11.9 (11.3–12.6) n = 12, 0.11	11.9 (11.0–12.4) n = 22, 0.07	11.7 (11.6–11.8) n = 3, 0.01	12.4
Interorbital breadth				
Males	4.3 (4.1–4.8) n = 19, 0.04	4.3 (4.0–4.6) n = 37, 0.02	4.3 (4.2–4.3) n = 2, 0.01	4.3, *4.2*
Females	4.2 (3.9–4.6) n = 12, 0.07	4.2 (3.8–4.8) n = 23, 0.04	4.0 (3.9–4.2) n = 3, 0.01	4.3
Total length				
Males	215.9 (202–236) n = 16, 2.53	199.0 (180–227) n = 36, 1.74	193.5 (190–197) n = 2, 0.35	*176*
Females	211.3 (192–238) n = 11, 4.23	191.1 (165–205) n = 21, 2.14	183.0 (174–192) n = 2, 0.90	
Tail length				
Males	107.7 (98–122) n = 16, 1.55	99.4 (94–111) n = 36, 1.06	94.5 (88–101) n = 2, 0.05	*83*
Females	106.6 (92–122) n = 11, 2.88	95.2 (89–102) n = 21, 0.79	90.5 (83–98) n = 2, 0.75	
Hind foot length				
Males	24.1 (23–25) n = 19, 0.14	22.7 (19–24) n = 37, 0.13	22.5 (22–23) n = 2, 0.50	24.1, *22.5*
Females	23.3 (21.5–25) n = 12, 0.36	22.7 (19–24) n = 23, 0.13	22.5 (22–23) n = 3, 0.50	22.4

Morphology

Specimens examined in the geographic portion of the analysis were pooled into the grouped geographic localities shown in Fig. 1. To reiterate, *A. flavicollis* was represented by localities 1, 7, 8, and 9, *A. sylvaticus* by localities 2, 3, 4, 5, and 6, and *A. krkensis* by locality 0. Standard statistics (mean, range, standard deviation, and standard error) were calculated by species for all external and cranial measurements. Data for selected measurements from representative samples of adults are presented in Table 1.

In general, specimens of *A. flavicollis* averaged larger in all measurements, but no significant morphological differences were detectable between *A. sylvaticus* and *A. krkensis* for any character examined. Little intraspecific variation among populations was noted. All external and cranial characters were highly homogeneous within species and differences between mainland and insular populations were not evident.

To determine the amount of variation among samples and species considering all cranial characters simulataneously, a multivariate analysis of variance (MANOVA) was used and four criteria (Hotelling-Lawley's Trace, Pilla's Trace, Wilke's Criterion, and Roy's Maximum Root Criterion) were applied to test the hypothesis of no overall locality effect. All four criteria produced F-values that were highly significant at $p \leq 0.0001$. Thus, significant morphological differences among samples were assumed to be due to the effect of locality or species.

To identify the source and nature of this variation, 11 canonical variates were extracted. The first canonical variate expressed 63.66 per cent of the phenetic variation in males, 53.97 per cent in females; the second, 14.67 for males and 20.15 for females. Thus, more than 74 per cent of the total phenetic variation for males and more than 84 per cent of the variation for females was accounted for by the first two eigenvectors among the 10 samples of *Apodemus* studied. A two dimensional plot of vectors I and II (including the mean and one standard deviation on either side of the mean for each sample) is presented in Fig. 2. Only males are figured because almost identical results were obtained for females; localities 8 and 9 were not included because insufficient adult mice were available. Examination of Fig. 2 reveals two major groupings within the character space, labeled A and B. Group A consists of samples of *Apodemus sylvaticus* from the islands of Krk and Rab and the Yugoslavian mainland (localities 2–6) and the single sample of *A. krkensis* (locality 0) from the southeastern end of the island of Krk. Group B contains samples of *A. flavicollis* from the island of Rab and the mainland (localities 7 and 1). No overlap occurs between samples of these two clusters. This is especially interesting in light of the position of *A. krkensis* in this

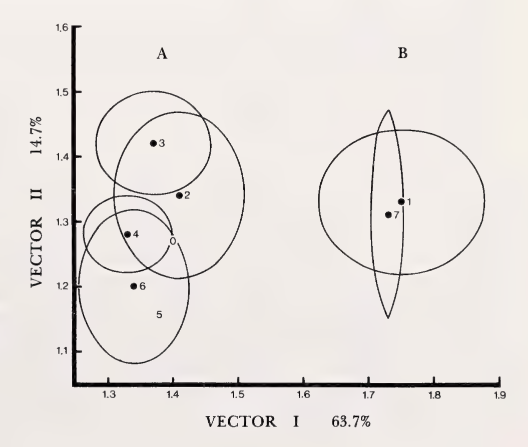


Fig. 2. A two dimensional plot of the first two canonical variates derived from a multivariate analysis of variance of 11 cranial characters in males of three nominal species of *Apodemus*. Means and one standard deviation about the mean are shown; numerals refer to localities sampled. Numbers without ellipses represent samples of only one individual

figure. The tight association of this species with samples of *A. sylvaticus* in group A indicates that these two taxa cannot be separated consistently on the basis of morphology even when all characters are compared simultaneously.

The relative contributions of each character to the first two canonical variates are given in Table 2. Vector I primarily separates groups A and B. Vector II tends to distinguish samples within the two groupings from each other, although no distinct subclusters are evident.

Condylobasal length, greatest length of skull, zygomatic breath, and interorbital breadth load heaviest on vector I; thus samples in group A have shorter and narrower skulls than those in group B. Cranial breadth, breadth across the molars, length of the nasofrontal bones, and condylobasal length exert the heaviest influence on vector II.

Table 2

Eigenvalues of canonical variates I and II showing the percentage influence of each cranial character in males of three nominal species of *Apodemus*

Eigenvalues shown represent the normalized vector coefficient of each character. The median is a value in millimeters that reflects an approximate midpoint between the largest and smallest actual measurement of each character

		Vector I		Vector II	
Character	Median	Eigen-value	Percent Influence	Eigen-value	Percent Influence
Greatest length of skull	27.1	−0.0833	15.66	0.0478	8.00
Condylobasal length	24.3	0.1403	23.73	−0.1013	15.26
Cranial depth	9.9	0.1026	7.10	−0.0317	1.98
Zygomatic breadth	13.4	0.1316	12.25	−0.0384	3.16
Cranial breadth	11.9	−0.0855	7.13	0.2122	15.70
Interorbital breadth	4.3	−0.4136	12.32	0.0209	0.57
Nasal length	10.2	0.0284	2.02	0.2249	14.27
Length of incisive foramine	5.5	−0.2573	9.88	−0.2217	7.60
Length of molar toothrow	3.9	0.3076	8.42	−0.0986	2.40
Breadth across molars	5.5	−0.0177	0.67	0.4602	15.62
Length of nasofrontal	19.4	0.0061	0.82	−0.1286	15.44

Pelage

Visual assessment of adult coat color suggested that populations of *A. flavicollis* were strikingly homogeneous. Differences among localities or between sexes were not found, and animals were consistently rusty brown dorsally and white ventrally with a marked transition between dorsum and venter. An orange throat patch was found in 97 per cent of the mice examined.

A. sylvaticus differed from *A. flavicollis* in having less red in the fur, a dingy white to grayish belly, and a poorly defined dividing line between the dorsal and ventral pelage. Although *A. sylvaticus* failed to show sexual dimorphism in coloration it did exhibit variation in color between localities. Proceeding from north to south among the mainland localities examined in this study, there was a slight shift from a reddish to orangish wash on the fur, which gave the overall illusion of a paling of the coat. On the island of Rab, mice resembling mainland populations in their darker coloration were found intermingled with pale gray animals. On the neighboring isle of Krk, these gray mice heretofore have been referred to the species of *A. krkensis*.

In the spectrophotometric analysis of the middorsal pelage, sample size was small (*A.*

krkensis, Krk, 2; *A. sylvaticus*, Rab, 3; *A. sylvaticus*, Krk, 2) because only the extremes – that is, the darkest and palest individual – were selected from each locality. This was done in order to bracket completely the range of variation shown within a population. Fig. 3 presents the results of this analysis. At low wavelengths (400–500 nanometers), *A. krkensis* produced the highest reflectance values, indicating that of the three samples tested it was the palest. It is noteworthy that *A. sylvaticus* examined from Rab fall in an intermediate position on Fig. 3 between *A. sylvaticus* on Krk and *A. krkensis*. A measure of the red component in the fur is given by the change in slope between the lower and higher wavelengths. *A. krkensis* shows almost a linear relationship between per cent reflectance and wavelength over the entire range scanned, pointing to the fact that *krkensis* is primarily gray and lacks any reddish pigment in its hairs. *A. sylvaticus* from Krk, on the other hand, exhibits a rapid increase in reflectance at wavelengths above 500. Mice from Rab also produce a change in reflectance readings over 500, which again indicates the presence of some red in the pelage. The higher reflectance values of *A. sylvaticus* on Rab relative to *A. sylvaticus* on Krk at wavelengths between 400 and 500, however, suggests that there are some very pale colored mice on Rab and that even though some animals have red in the fur it is not as rich as that found in conspecifics on Krk.

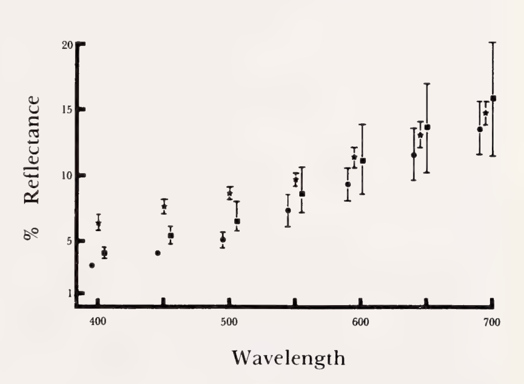


Fig. 3. Spectrophotometric analysis of the middorsal pelage in two species of *Apodemus* (wavelength in nanometers). Stars = *A. krkensis* from the island Krk; squares = *A. sylvaticus* from the island Rab; circles = *A. sylvaticus* from the island Krk. Plotted are the extremes (vertical bars) and means in color variation noted among the mice from each locality

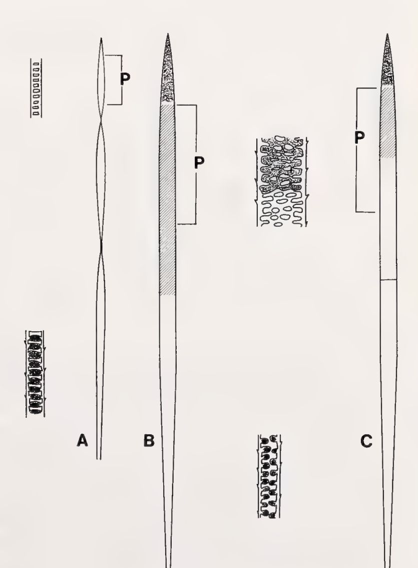


Fig. 4. Schematic diagram of the underfur (A) in *Apodemus sylvaticus* and *A. krkensis*, and the guard hairs in *A. sylvaticus* (B) and *A. krkensis* (C). P, refers to the distribution of phaeomelanin in medullary cells. Insets show the position of air spaces in the medulla and the localization of pigment granules in the base of the hair shafts. The upper right inset illustrates the appearance of dark (above) and clear (below) reticulated patterns formed by keratin in the guard hairs

A microscopic examination of the hairs of *A. sylvaticus* reveals there are two distinct types (Fig. 4). Hairs of the underfur (A) outnumber guard hairs (B, C) approximately 10 to one; are long and narrow, seemingly cylindrical in shape, and tricolored; and bear two conspicuous constrictions that subdivide the shaft into three segments. Insets show the position and shape of intramedullary air spaces and the localization of pigment granules (lower inset). Both eumelanic (brown) and phaeomelanic (yellow) pigment granules are present and are distributed as follows: the distal tip contains eumelanin in the cortex and medulla; a narrow band of yellow pigment, confined to the medulla, begins just above the distal-most constriction but terminates at the dark distal tip; the remainder of the shaft is eumelanic with pigment granules densely packed and occurring primarily in the medulla. The general appearance of the underfur, proceeding from the base upward, is a slate gray shaft, yellow to orangish distal band, and a dark tip. Where the terminal phaeomelanic band and eumelanic tip merge, the hair takes on a reddish hue. Underfur from *A. krkensis* is indistinguishable morphologically from that described for *sylvaticus* above. However, the pigment appears neither as dark nor the granules as numerous as in *sylvaticus*. Consequently, all the bands described are considerably paler in *krkensis*.

Guard hairs also are tricolored (in terms of patterns of pigment distribution) and are almost of the same length as hairs of the underfur but are appoximately three times wider, anteroposteriorly flattened, and without constrictions. Eumelanin is found in the medulla of the proximal half of the shaft and in the medulla and cortex of the distal tip. Phaeomelanin is restricted to the medulla in the distal quarter of the hair's length. To the eye, guard hairs have a black tip and pale yellow shaft, although occasionally the entire hair may appear black or the black tip may be lacking. There is virtually no difference between *sylvaticus* (B) and *krkensis* (C) in the overall structure of the guard hairs or the distribution of pigment, but once again the granules in *krkensis* are paler and fewer than in *sylvaticus*.

One noteable exception to this similarity in guard hairs involves the keratin secreted by the medullary cells. This proteinaceous support matrix forms a reticulated pattern within the medulla that is either of a pale bluish gray tint (hereafter referred to as "dark") or is colorless ("clear"). In *A. sylvaticus*, the dark reticulated pattern (indicated by cross-hatching in Fig. 4) predominates, whereas in *A. krkensis* it is considerably reduced. The upper right inset illustrates the sharp transition between the two types of keratin. The degree of dark as opposed to clear reticulation and its localization in the hair shaft is somewhat variable but the general relationship alluded to above holds. Although keratin does not affect the color per se, where the clear pattern occurs, light passes unimpeded through the hair, and the shaft reflects the color of the underlying underfur. For *A. krkensis* this means guard hairs, which have primarily clear reticulation, are essentially translucent, contribute little to total pelage coloration, and give the illusion of being gray when overlaying the gray hairs of the underfur. This is true even in the basal portion of the hair where pigment granules are concentrated most (see inset on lower right).

Discussion

Works on penial and bacular morphology (Williams et al. 1980), heterochromatic chromosomal C-banding patterns (Engel et al. 1973), and electrophoretic allozyme analyses (Engel et al. 1973; Darviche et al. 1979) have detected differences between *A. sylvaticus* and *A. flavicollis* that substantiate the findings of breeding studies, namely that the two taxa represent separate species. Zimmermann's (1957) classic observations on breeding behavior have indicated that pre-mating isolating mechanisms are strong between these two species and more important in preventing interspecific crosses than are post-mating mechanisms, although the latter do exist.

Despite detectable differences in the character states listed above, *A. sylvaticus* and *A.*

flavicollis are extremely similar and notoriously difficult to recognize when caught in the field. Soldatović et al. (1975) have shown that even standard karyotypes are identical with both species exhibiting a diploid and fundamental number of 48 (minor variation in diploid number was recorded by these authors for *A. flavicollis*). Accurate identification of these two taxa thus requires either using specialized techniques (electrophoresis, chromosome banding, etc.) or applying to morphological data sensitive statistical tests such as a multivariate analysis of variance. However, because it was impossible to differentiate a third nominal species, *A. krkensis*, from *A. sylvaticus* even by using Manova procedures, we conclude there are no observable differences in size or shape between *sylvaticus* and *krkensis*.

Mirić (1968), in his original description, compared *krkensis* only with *A. mystacinus*. He stated that *krkensis* resembled *mystacinus* by having a gray dorsal color and four lateral cusps on the first two upper molars. Regarding these similarities, the following points should be emphasized. Even though *krkensis* is gray in color it has a yellowish wash over the flanks that is lacking in *mystacinus*. Also, pelage texture is quite different – that of *krkensis* is short and coarse whereas in *mystacinus* it is long and silky. Furthermore, four lateral cusps are as well defined in young specimens of *A. sylvaticus* from the mainland and the islands of Krk and Rab as those depicted in Mirić's figure 7 (p. 374) for *A. krkensis*. Counting anteriorly to posteriorly, cusp 4 on M^1 and cusps 1 and 4 on M^2 become easily obscured by wear due to their small size, thus leading to the illusion of only three lateral cusps being present in older animals. It appears that lateral cusp number does not truly differ between purported specimens of *A. krkensis* and *A. sylvaticus*. Mirić also used the following traits to distinguish further *krkensis* from *mystacinus*: 1. masseteric plate perpendicular, not oblique; 2. parietal and frontal sutures forming an oblique angle, not a semicircle; 3. anterior orbital plate concave, not convex; 4. nasal bones concave, not straight or convex; 5. lateral process of palatine neither overlaying nor enclosing the palatine canal; 6. posterior protrusion of palatine lacking; 7. absence of a hamular process that extends posteriorly to the anterior border of the auditory bullae; 8. anterior border of the point of insertion for the masseter muscle reaching the mental foramen; 9. upper third molar bearing a lateral identation that is equal in depth to one-third of the tooth's breadth; 10. a gray rather than white venter.

The gray mice collected on the island of Krk for this study are considered here as topotypes of *A. krkensis* bescause they faithfully match the description of the pelage and exhibit every cranial and dental feature referred to above and ascribed by Mirić to the species *krkensis*. The fact that these topotypes share the same cranial and molar patterns with normally colored *sylvaticus* (that is, wood mice with a reddish dorsal pelage and grayish venter with an indistinct line delineating the two) examined from Labin, Lekenik, and Posedarje on the mainland and from the islands of Rab and Krk indicates to us that the characters assigned to *A. krkensis* by Mirić do not differentiate specimens of that nominal species from *A. sylvaticus*. A comparison of selected measurements for the holotype male, paratype female, and juvenile paratype male of *krkensis* with data for the topotypes caught during the course of this investigation are shown in Table 1. The reader can verify that there are no significant differences between these and the representative sample of *A. sylvaticus* included.

Although Mirić recognized *krkensis* as a distinct taxon, Niethammer (in Niethammer and Krapp 1978) reduced it to a subspecies of *mystacinus*. Our analysis shows that there are no particular size, shape, cranial, or dental differences between topotypes of *krkensis* and sympatric specimens of *A. sylvaticus*. Corbet (1978), after examining one of the topotypes, concluded that *krkensis* shared no particular affinity with *mystacinus* and in all likelihood was very closely related to *sylvaticus*.

While no demonstrable mensural differences can be seen between the gray and reddish field mice living on Krk, there definitely do exist two color phases. The variation in color,

as shown by Fig. 4, is primarily the result of a reduction in both the number of melanosomes and the amount of pigment contained therein in underfur hairs of the gray morph. Based on a review of aberrant pelage types for *A. sylvaticus* (Dolan and Carter, unpublished data) and an examination of the literature on specific genetic loci and their effect on pigment distribution and melanogenesis (Grüneberg 1952; Little 1958; Billingham and Silvers 1960; Foster 1965; Searle 1968), we propose a hypothesis for future testing: specifically, that the gray mice previously referred to as *krkensis* are merely pale color morphs of *A. sylvaticus* and that a mutation at the albino (= C) locus in the animal's genome to a "chinchilla"-like allele is responsible for the paling effect (see Grüneberg 1952: 28 for the action of this allele in *Mus musculus*). The validity of this proposal is open to confirmation or rejection by breeding studies.

The occurrence of pale colored wood mice at localities other than the island Krk further strengthens the argument advanced here that *krkensis* is conspecific with *sylvaticus*. Similarly gray mice were trapped in 1975 on the nearby island of Rab, and a single individual was taken the following year in the vincinity of the coastal town of Karlobag. We do not wish to imply that gray wood mice from Krk, Rab, and Karlobag share a similar coloration as a result of descendency from a common ancestral population. In fact, we are more inclined to view the appearance of these populations as examples of convergent events because there is some variation in the degree of paling among localities, which suggests different alleles at the C locus could be involved. The common denominator among these samples of mice seems to be the presence of highly reflective substrates. Without exception, gray mice were caught in habitats where vegetation was sparse but exposed limestone karst outcroppings were abundant. Correlations between pelage and soil type have been reported before by Howell (1920) for *Peromyscus polionotus* and Blair (1947) for *P. maniculatus*. Dice (1947) has shown that this matching of animal to substrate can be effective in reducing predation. It is quite possible that gray pelage confers a selective advantage to those wood mice inhabiting relatively barren areas and that this has led to its development and presistence along the northern Adriatic region of Yugoslavia.

Acknowledgements

We wish to thank D. C. Carter, J. K. Jones, Jr., and N. J. Scott, for their critical review of this manuscript and helpful suggestions. Many individuals were involved in the collection of specimens in Yugoslavia between 1974 and 1976 and deserve special recognition: D. C. Carter, B. Dulić, J. C. Hafner, T. Herman, J. Jerbić, J. K. Jones, Jr., D. Pelić, N. Tvrtković, and S. L. Williams. Field work for this study was sponsored by a grant (no. JF-4-SMI) to Drs. D. C. Carter, B. Dulić, and J. K. Jones, Jr., from the Smithsonian Institution (Foreign Currency Program) and the Croatian Research Council under the auspices of the Joint U.S.-Yugoslav Research Board.

Zusammenfassung

Interspezifische Variation bei Apodemus von den nördlichen adriatischen Inseln Jugoslawiens

Mit Hilfe einer auf 14 Schädelmassen beruhenden, multivariaten Varianzanalyse konnten Wald- und Gelbhalsmäuse *(Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis)* aus Kroatien völlig getrennt werden. Hingegen fielen auf Grund ihrer grauen Färbung als *A. krkensis* identifizierte Mäuse von der Insel Krk ganz in den Wertebereich von *A. sylvaticus.*

Der unterschiedliche Farbeindruck bestätigte sich auch in einer spektrophotometrischen Analyse. Auch auf der Krk benachbarten Insel Rab wurden fast so helle Waldmäuse gefunden wie die als *A. krkensis* identifizierten. Der helleren Färbung entspricht eine verringerte Anzahl und Aufhellung der Melanosomen in den Wollhaaren von *A. krkensis.*

Nach diesen Befunden sind *A. sylvaticus* and *A. krkensis* wahrscheinlich konspezifisch.

References

Barr, A. J.; Goodnight, J. H.; Sall, J. P.; Helwig, J. T. (1976): A user's guide to SAS76. Raleigh: SAS Institute.

Billingham, R. E.; Silvers, W. K. (1960): The melanocytes of mammals. Quart. Rev. Biol. **35**, 1–40.

Blair, W. F. (1947): Estimated frequencies of the buff and gray genes (*G,g*) in adjacent populations of deer-mice (*Peromyscus maniculatus blandus*) living on soils of different colors. Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Michigan **36**, 1–16.

Corbet, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic Region: A taxonomic review. London: British Mus. (Nat. Hist.).

Darviche, D.; Benmehdi, F.; Britton-Davidian, J.; Thaler, L. (1979): Données préliminaires sur la systematique biochimique des genres *Mus* et *Apodemus* en Iran. Mammalia **43**, 427–430.

Dice, L. R. (1947): Effectiveness of selection by owls of deer-mice (*Peromyscus maniculatus*) which contrast in color with their background. Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Michigan **34**, 1–20.

Engel, W.; Vogel, W.; Voiculescu, I.; Ropers, H.-H.; Zenes, M. T.; Bender, K. (1973): Cytogenetic and biochemical differences between *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis*, possibly responsible for the failure to interbreed. Comp. Biochem. Physiol. **44 B**, 1165–1173.

Foster, M. (1965): Mammalian pigment genetics. In: Advances in genetics. Ed. by Caspari, E. W.; Thoday, J. M. New York: Academic Press.

Grüneberg, H. (1952): The genetics of the mouse. 2nd ed. The Hague: W. Junk B. V.

Howell, A. H. (1920). Description of a new species of beach mouse from Florida. J. Mammalogy **1**, 239–240.

Jewell, P. A.; Fullagar, P. J. (1965): Fertility among races of the field mouse (*Apodemus sylvaticus*) and their failure to form hybrids with the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*). Evolution **19**, 175–181.

Long, C. A. (1968): An analysis of variation in some representative Mammalia. Part I. A review of estimates of variability in selected measurements. Trans. Kansas Acad. Sci. **71**, 201–227.

Little, C. C. (1958): Coat color genes in rodents and carnivores. Quart. Rev. Biol. **33**, 103–137.

Mirić, D. (1968). Eine neue *Apodemus*-Art (Muridae, Mammalia) von der Insel Krk, Jugoslawien. Z. Säugetierkunde **33**, 368–376.

Niethammer, J.; Krapp, F. (1978): Handbuch der Säugetiere Europas. Wiesbaden: Akademische Verlagsges.

Saint-Girons, M. C. (1962): A propos de l'hybridation eventuelle entre mulot gris *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) et mulot fauve *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1934). Säugetierkunde. Mitt. **10**, 25.

Searle, A. G. (1968): Coat color genetics and problems of homology. In: Haldane and modern biology. Ed. by Dronamraju, K. R. Baltimore: Johns Hopkins Press.

Soldatović, B.; Seth, P.; Reichstein, H.; Tolksdorf, M. (1975): Comparative karyological study of the genus *Apodemus* (Kaup, 1829). Acta Veterinaria (Beograd) **25**, 1–10.

Williams, S. L.; Hafner, J. C.; Dolan, P. G. (1980): Glans penes and bacula of five species of *Apodemus* (Rodentia: Muridae) from Croatia, Yugoslavia. Mammalia **44**, 245–258.

Zimmermann, K. (1957): Sind Gelbhalsmaus und Waldmaus miteinander kreuzbar? Z. Säugetierkunde **22**, 214–217.

Authors' addresses: Patricia G. Dolan, Research Assistant, The Museum, Texas Tech University, Lubbock, Texas 79409, USA, and Dr. T. L. Yates, Department of Biology and Museum of Southwestern Biology, The University of New Mexico, Albuquerque, New Mexico 87131, USA

Die Waldmäuse *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* vom Monte Gargano (Süditalien)[1]

Von H. Gemmeke und J. Niethammer

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 1. 9. 1980

Abstract

The long-tailed field mice Apodemus sylvaticus and A. flavicollis from Monte Gargano (South-Italy)

Evaluated electrophoretically 10 proteines in 30 mice of the genus *Apodemus* from Monte Gargano, Italy. According to their proteine pattern 12 were long-tailed field mice *(Apodemus sylvaticus)* and 18 yellow-necked field mice *(Apodemus flavicollis)*. 4 proteines separating both species completely in Germany were found in the same species specific form and combination in all specimens from Monte Gargano. Insofar hybridization or gene flow are very improbable in that region too. The biochemically determined individuals differ morphologically only in colour: Long-tailed field mice generally are dorsally grey, yellow-necked field mice greyish brown. Longtailed wood mice most often have narrow and lengthened, yellow-necked wood mice circular throat patches.

Einleitung

Witte (1964) sammelte in den Jahren 1961 und 1962 am Monte Gargano (Süditalien) Mäuse der Gattung *Apodemus*, die er auf Grund morphologischer Kriterien weder als Wald- noch als Gelbhalsmäuse einstufen konnte. Er nahm an, daß dort in großem Umfang Introgression („Einführung von Genen der einen Art in den Genpool einer anderen" Mayr 1967) zwischen *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* stattgefunden hat, da fast alle Tiere Merkmale beider Arten in sich vereinigten, was auch von anderen Autoren in verschiedenen Gebieten Europas beobachtet und als Ergebnis introgressiver Bastardierung gedeutet worden war (Larina 1958b; Bothschafter 1963; Amtmann 1965). Die Behauptung blieb nicht unwidersprochen (Bauer et al. 1967; Niethammer 1969; Steiner 1968). Niethammer (1969) konnte zeigen, daß beide Arten in Südeuropa morphologisch zwar sehr ähnlich sind, aber doch wahrscheinlich unvermischt nebeneinander bestehen. Da zur Klärung der Introgressionsfrage bei diesem Artenpaar biometrische Analysen zu keinem völlig befriedigenden Ergebnis geführt haben, empfiehlt sich ein Vergleich von Isoproteinen, durch den auch morphologisch nicht sicher bestimmbare Tiere eindeutig determiniert werden können. Außerdem sind mit dieser Methode Hybriden sofort erkennbar.

Das Ziel der Untersuchungen bestand darin, *Apodemus*-Individuen vom Monte Gargano auf ihre Artzugehörigkeit zu überprüfen und festzustellen, ob sie biochemisch entweder den beiden Arten oder Hybriden von ihnen zuzuordnen sind.

[1] Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4603-0162 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 162–168

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Material und Methode

Die Tiere wurden Ende März 1980 an 5 verschiedenen Orten des Monte Gargano in Lebend- und Schlagfallen gefangen (Abb. und Tabelle 1).

Die Fangorte liegen in 3 unterschiedlichen Vegetationszonen (Tabelle 2).

Der Monte Gargano (Süditalien)

Tabelle 1

Fangplätze am Monte Gargano

Fangplatz[1]	Anzahl der Tiere lebend	Anzahl der Tiere tot	Ortsbeschreibung
1	6	5	nördlich des Weges von der Foresta Umbra nach Vieste, ca. 8 km vom Forsthaus, 400 m ü. NN
2	2	5	am Wege der Foresta Umbra nach Vieste, letzter Rastplatz vor Verlassen des Hochwaldes, ca. 12 km vom Forsthaus, 200 m ü. NN
3	2	–	nördlich des Weges von Monte S. Angelo zur Foresta Umbra, kurz vor dem Hochwald, 700 m ü. NN
4	15	18	am Wege von Monte S. Angelo zur Foresta Umbra, ca. 10 km vor dem Hochwald, 700 m ü. NN
5	5	9	in der Umgebung von Lido di Portunuovo südlich Vieste, 0 m ü. NN

[1] siehe Abb. 1.

Tabelle 2

Vegetationszonen am Monte Gargano

Vegetationszone	Charakterisierung
Bergstufe Fangplätze 1 u. 2	Buchenhochwald *(Fagus sylvatica, Acer campestre, Taxus baccata)* mit Eichenwald im Übergang zur Mischlaubstufe *(Quercus cerris, Quercus pubescens)*, 200 m bis 800 m ü. NN, Niederschlag 1300 mm
Mischlaubstufe Fangplätze 3 u. 4	offener Wald mit steinigen Wiesen und Trockenmauern *(Quercus ilex, Quercus coccifera, Betula* spec., *Carpinus betulus)*, 100 bis 700 m ü. NN, Niederschlag 800 mm
Hartlaubstufe Fangplatz 5	a. Macchie b. Ölbaum- und Pinienhaine, Felder, 0 bis 100 m ü. NN, Niederschlag 500 mm

Insgesamt 30 lebende und 37 tote Tiere aus Schlagfallenfängen standen für die Untersuchungen zur Verfügung. Zur Klärung der Artzugehörigkeit wurden elektrophoretisch ihre Isoproteinmuster ermittelt und mit den artspezifischen Mustern von *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* verglichen. Die Darstellung der Isoproteine erfolgte mittels der Kontinuierlichen und Diskontinuierlichen Plattengel-elektrophorese nach Stegemann (1977) und Maurer (1968), die Gewebeaufbereitung und Färbetechnik nach Gemmeke (1980). Insgesamt 10 Genloci von 8 Enzymen und einem Serumprotein wurden untersucht:

Laktat-Dehydrogenase 1 (LDH_1) EC 1.1.1.27
Laktat-Dehydrogenase 2 (LDH_2) EC 1.1.1.27
Malat(NAD)-Dehydrogenase (MDH[NAD]) EC 1.1.1.37
Malat(NADP)-Dehydrogenase (MDH[NADP]) EC 1.1.1.40
NADP-Isocitrat-Dehydrogenase 1 (IDH_1) EC 1.1.1.42
α-Glycerophosphat-Dehydrogenase (α-GPD) EC 1.1.1.6
Glutamat-Oxalacetat-Transaminase 1 (GOT_1) EC 2.6.1.1.
Indophenol-Oxidase (IPO) EC 1.15.1.1
6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (6-PGD) EC 1.1.1.46
Albumin (Al)

Für die morphologische Beschreibung der beiden Arten wurden die hierfür üblichen Merkmale verwendet (Niethammer und Krapp 1978).

Ergebnisse

Wie in Mitteleuropa (Gemmeke 1980) unterscheiden sich auch am Monte Gargano Wald- und Gelbhalsmäuse in 4 der 10 untersuchten Genloci. Es sind die Proteine IPO, IDH_1, MDH(NADP) und Al. Ihre Wanderungsstrecken auf dem Gel sind in Tabelle 3 wiedergegeben. Unter Proteinlocus stehen jeweils die sie kodierenden Allele (aa, bb usw.). Die Zahlen unter den Allelen sind die Wanderungsstrecken der Banden bezogen auf die Bande mit der längsten Strecke = 100. Morphologisch als solche bestimmte Wald- und Gelbhalsmäuse waren in ihrem Enzymmuster identisch mit den mitteleuropäischen. Die morphologisch nicht sicher determinierbaren Tiere besaßen das artspezifische Bandenmuster entweder von Wald- oder Gelbhalsmäusen. Nur bei einer Gelbhalsmaus lag das früher noch nicht nachgewiesene Allel MDH(NADP)c vor und bei 4 Al c. Bei zwei Waldmäusen zeigten sich die von deutschen Mäusen abweichenden Allele $6\text{-}PGD_a$ und $\alpha\text{-}GPD_b$. Bastarde, deren Proteinmuster artspezifische Allele beider Arten vereinigen, wurden nicht gefunden.

Von den 30 untersuchten Tieren waren 12 Waldmäuse und 18 Gelbhalsmäuse. Auf die drei Vegetationszonen verteilen sie sich wie folgt (Tabelle 4).

A. sylvaticus besiedelt allein die Hartlaubstufe und sympatrisch mit *A. flavicollis* die Mischlaubstufe. *A. flavicollis* lebt außer in der Mischlaubstufe allein in der Bergstufe.

Tabelle 3

Genetische Variabilität von *A. sylvaticus* und *A. flavicollis*

		Proteinlocus																				
		MDH (NADP)					IDH_1		6–PGD					IPO		α–GPD			Al			
Art	Anzahl	aa 100	bb 96	cc 92	dd 84	dc	aa 100	bb 87	aa 100	bb 89	ab	cc 73	bc	aa 100	bb 75	aa 100	bb 74	ab	aa 100	bb 98	cc 95	bc
A. sylv.	12	11	1					12		11	1			12		11		1	12			
A. flav.	18				17	1	18			6		3	9		18	18				14		4

Tabelle 5

Merkmale von *A. sylvaticus* und *A. flavicollis*

Körper- u. Schädelmaße	AG	n	Min	Max	$\bar{x}$
		A. sylvaticus			
Schw	3–5	10	83	100	88,5
Hf	3–5	11	21,2	23,5	21,8
Cbl	3–5	11	22,2	24,7	23,2
oZr	1–5	12	3,6	3,9	3,76
I^1 (Dicke)	3–5	11	1,25	1,45	1,34
I^1M^3 (Länge)	3–5	11	11,7	12,9	12,23
$M^2 \frac{L}{B}$	1–5	12	1,0	1,12	1,06
Fellfärbung: überwiegend grauer Rücken, Kehlfleck fehlend (ein Tier) oder klein bis groß und länglich					
		A. flavicollis			
Schw	3–5	14	90	108	98,3
Hf	3–5	14	22,5	25,0	23,2
Cbl	3	10	22,5	24,6	23,7
	4	4	21,9	25,3	23,4
oZr	1–5	18	3,8	4,2	3,9
I^1 (Dicke)	3–5	14	1,3	1,55	1,41
I^1M^3 (Länge)	3–5	14	11,5	13,1	12,35
$M^2 \frac{L}{B}$	1–5	18	1,0	1,16	1,09
Fellfärbung: überwiegend graubrauner Rücken, Kehlfleck klein bis groß und gewöhnlich rund					

Tabelle 4

Biotope der Wald- und Gelbhalsmäuse am Monte Gargano

Biotop	Fangplatz	*A. sylvaticus* (n)	*A. flavicollis* (n)
Bergstufe	1		6
	2		2
Mischlaubstufe	3	1	1
	4	6	9
Hartlaubstufe	5	5	

Tabelle 6

Einzelmaße von biochemisch determinierten *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* vom Monte Gargano

Abkürzungen wie in Niethammer und Krapp (1978)

Nr.	sex	Kr	Schw	Hf	Ohr	Gew	Cbl	Dia	Fori	Iob	oZr	Nasl	Mand	Länge M^1	Länge M_1	Dicke I^1	M^2 Länge/Breite	IM^3	AG
									A. sylvaticus										
166	♀	94	86	21,6	15	20	23,6	6,7	5,3	4,0	3,9	9,1	13,0	1,9	1,9	1,40	1,04	12,5	3
167	♂	93	83	21,2	16	21	22,7	6,5	5,2	4,2	3,8	9,2	13,0	1,9	2,2	1,35	1,03	12,1	3
168	♂	96	100	23,5	17	25	24,7	7,0	5,7	4,1	3,8	10,2	13,9	1,9	1,9	1,45	1,07	12,9	3
169	♀	92	–	22,0	17	18	24,0	7,0	5,7	4,1	3,8	9,6	13,1	2,0	1,9	1,35	1,12	12,4	3
170	♀	83	85	22,7	16	15	22,7	6,4	5,4	4,0	3,9	9,1	13,2	1,9	1,8	1,35	1,07	11,8	3
175	♀	88	86	21,5	16	19	23,0	6,7	5,3	4,1	3,6	9,6	13,4	1,9	1,8	1,30	1,12	12,0	3
176	♀	86	84	21,5	16	20	22,2	6,6	5,3	4,0	3,7	9,3	13,1	2,0	1,7	1,20	1,00	11,7	3
177	♂	96	95	21,6	16	31	23,9	7,0	5,7	4,0	3,8	10,0	13,5	2,0	1,9	1,35	1,04	12,5	3
178	♂	83	82	21,2	15	19	22,4	6,5	5,0	4,0	3,7	9,4	13,1	2,0	1,9	1,30	1,08	11,7	2
185	♂	98	96	22,4	16	32	24,2	7,2	5,1	4,1	3,7	9,7	13,5	1,9	1,8	1,35	1,08	12,4	3
193	♀	89	85	21,4	16	20	22,3	6,7	5,5	3,9	3,6	9,2	13,3	1,8	1,8	1,25	1,04	12,0	3
196	♂	92	85	21,4	16	25	22,2	6,6	5,4	4,0	3,9	9,4	13,1	2,0	1,8	1,40	1,08	12,3	3
									A. flavicollis										
171	♀	92	93	23,1	16	22	23,5	6,7	5,4	4,4	3,9	9,4	13,4	2,0	1,9	1,50	1,16	12,2	3
172	♂	93	102	25,0	17	23	24,0	6,8	5,0	4,3	4,0	9,6	13,4	2,0	1,9	1,45	1,03	12,7	3
173	♂	98	97	24,1	16	26	24,3	6,8	5,5	4,3	4,0	9,4	14,0	2,0	1,9	1,40	1,03	12,5	3
174	♂	94	100	23,0	16	25	23,7	6,5	5,3	4,2	3,9	9,0	13,8	2,0	1,8	1,35	1,16	12,1	3
181	♂	80	86	22,5	16	17	21,7	6,4	5,0	4,3	3,8	8,8	12,7	1,9	1,9	1,25	1,03	11,6	2
182	♀	83	92	23,7	16	17	22,4	6,2	5,1	4,2	3,8	8,5	12,6	2,1	1,9	1,35	1,16	11,6	2
183	♂	90	93	22,7	16	22	23,4	6,4	5,4	4,2	4,1	9,1	14,0	2,1	1,9	1,40	1,15	12,3	3
184	♀	96	90	23,0	16	27	24,2	6,9	5,6	4,1	4,1	9,7	13,8	2,0	1,9	1,40	1,07	12,7	3–4
186	♀	84	96	22,4	16	19	22,0	6,2	5,1	4,1	3,8	8,3	12,5	2,0	1,9	1,35	1,07	11,5	2–3
187	♂	87	96	23,0	17	20	22,7	6,6	5,3	4,3	4,0	8,8	13,2	2,1	1,8	1,35	1,07	12,2	3
188	♀	86	88	22,2	15	20	22,7	6,4	5,4	3,9	3,8	8,7	12,7	1,9	1,9	1,40	1,00	11,7	2
189	♀	88	–	23,5	16	20	22,6	6,5	5,2	4,1	3,8	9,1	13,1	2,0	1,9	1,40	1,07	12,0	4
190	♂	91	100	23,7	17	24	24,2	6,7	5,3	4,2	4,0	9,0	14,0	2,1	1,9	1,40	1,11	12,4	3
191	♂	85	98	22,5	16	22	22,5	6,4	5,3	4,0	3,8	8,5	13,0	2,0	1,8	1,45	1,08	12,0	3
192	♀	88	95	22,5	15	17	21,9	6,4	5,2	4,0	3,8	9,0	13,0	1,9	1,8	1,30	1,12	11,5	4
194	♀	93	102	23,0	17	26	24,1	6,7	5,4	4,0	3,8	9,8	13,9	1,9	1,8	1,40	1,07	12,6	4
195	♀	97	104	23,3	17	27	24,6	6,8	5,0	4,4	4,2	9,8	13,8	2,1	1,9	1,45	1,07	12,6	3
197	♀	100	108	23,0	17	32	25,3	7,0	5,4	4,2	3,9	9,7	14,3	1,9	1,8	1,55	1,16	13,1	4

Nach morphologischen Merkmalen können *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* in Nord- und Mitteleuropa recht gut getrennt werden (Steiner 1968; Niethammer 1969; Niethammer und Krapp 1978). In Südeuropa gelingt dies häufig nicht, da die Größe (Schädel- und Körpermaße) von *A. sylvaticus* klinal von E und N nach S und W steigt und die von *A. flavicollis* fällt. Bisherige Untersuchungen konnten daher nur eine unsichere Artcharakterisierung für diesen Raum vornehmen. Auf Grund der hier eindeutig bestimmten Tiere wurden die Schädel-, die Körpermaße und die Fellzeichnung beider Arten miteinander verglichen (Tabelle 5).

In Tabelle 6 sind die Einzelmaße von *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* wiedergegeben. Ihre Extremwerte überschneiden sich, so daß große und mittelgroße Waldmäuse die Abmessungen kleiner und mittelgroßer Gelbhalsmäuse aufweisen. Korrelationsdiagramme der wichtigsten Merkmale: Fori/Cbl, I^1 (Dicke)/Cbl, oZr/Hf, I^1 (Dicke)/Fori, Fori/I^1–M^3 zeigten keine gesonderten Punkteschwärme für die beiden Arten. Dagegen ergab die Fellzeichnung ein gutes Artkennzeichen. Nur bei einer Gelbhalsmaus (Nr. 173) trat eine graue Rückenfärbung auf ähnlich einer Waldmaus und bei einer Waldmaus (Nr. 168) von der Küste eine graubraune Färbung ähnlich einer Gelbhalsmaus. Die Kehlzeichnung beider Tiere ergab keinen deutlichen Hinweis auf die Artzugehörigkeit. Die Schlagfallenfänge wurden nach den Fellmerkmalen bestimmt. Von 37 Tieren werden 13 als *A. sylvaticus* und 24 als *A. flavicollis* angesehen. Davon sind 2 unsicher bestimmte Tiere. Auch hierunter waren von der Küste (Fangplatz 5) nur Waldmäuse und aus dem Hochwald (Fangplätze 1 und 2) nur Gelbhalsmäuse.

Diskussion

Witte (1964) beobachtete am Monte Gargano zwei Erscheinungsformen von *Apodemus*-Individuen: „eintönig graue Tiere vorwiegend im trockenen, offenen Gelände und ‚bunte' in geschlossenen Bergwäldern." In der klimatischen und pflanzensoziologischen Zwischenstufe fand er dagegen gehäuft Tiere, „die ein unharmonisches Mosaik von Merkmalen der ‚Strandwaldmäuse' und der ‚Buchenwaldmäuse' in sich vereinigten". Er bezeichnete sie als Hybriden, bei denen interspezifische Bastardierung (introgressive Hybridisation) zwischen *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* vorliege. Außerdem sollen nach seinen biometrischen Analysen auch die sogenannten Strand- und Buchenwaldmäuse keine reinen Typen von *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* mehr darstellen. Vielmehr vermutet er, daß auch bei ihnen eine mehr oder weniger starke Vermischung der Gene beider Arten stattgefunden habe. Nach den Untersuchungen an den von uns gefangenen Tieren können wir Wittes Beobachtung nur soweit bestätigen, als zwei Erscheinungsformen von *Apodemus* am Monte Gargano vorkommen. Sie entsprechen jedoch reinen Artangehörigen von *A. sylvaticus* oder *A. flavicollis.* Interspezifische Bastardierung kann zumindest als häufige Erscheinung ausgeschlossen werden. Hybriden zeigen in ihren Zymogrammen stets die Proteinbanden ihrer Eltern und bei polymeren Proteinen zusätzlich die entsprechenden intermediären Banden. Bastarde müßten am ehesten in der Mischlaubstufe zu finden sein, da dort Wald- und Gelbhalsmäuse bei ca. 10 m Fallenabständen in unmittelbarer Nachbarschaft gefangen wurden. Da bei keinem Tier ein Hybridbandenmuster gefunden wurde, stellt sich die Frage nach der Wahrscheinlichkeit, mit der solche Tiere zu erwarten sind. Bei umfangreicher Bastardierung und anschließender introgressiver Hybridisation in den folgenden Generationen wird die Wahrscheinlichkeit sehr gering, daß reine Elterntypen auftreten, besonders dann, wenn man mehrere Proteine untersucht, deren Allele in freier Kombination vererbt werden. Da zwischen Wald- und Gelbhalsmaus 4 Proteine unterschiedlich sind, können entsprechend einem tetrahybriden Erbgang von 256 Tieren bei zufallsbestimmter Paarungshäufigkeit und gleicher Individuenzahl beider Arten nur 2 als reine Elterntypen erwartet werden. Diese sehr unwahrscheinliche Kombination fand sich nicht

nur in einem, sondern in allen 30 untersuchten Tieren verwirklicht. Demnach muß die Voraussetzung zufallsbestimmter Paarungshäufigkeit zwischen allen Apodemus-Individuen falsch sein. Introgression in großem Umfang kann daher nicht stattgefunden haben. Vereinzelte Bastardierung soll damit nicht ausgeschlossen sein. Auf die Erscheinungsformen der beiden Arten hat sie sicher keinen Einfluß gehabt. Die Überschneidung der morphologischen Merkmale von *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* in einer Reihe von Tieren kann deshalb nicht auf interspezifischen Genfluß zurückgeführt werden.

Danksagung

Für die Unterstützung beim Fangen der Mäuse danken wir Frau Veronika Gemmeke und Herrn Christoph Schramm.

Zusammenfassung

Untersucht wurden elektrophoretisch 10 Proteine bei 30 Waldmäusen der Gattung *Apodemus* vom Monte Gargano, Italien. Danach waren 12 Tiere Waldmäuse *(Apodemus sylvaticus)*, 18 Gelbhalsmäuse *(A. flavicollis)*. 4 Proteine, die die beiden Arten in Deutschland völlig trennen, fanden sich in den gleichen Formen und arttypischen Kombinationen auch bei allen Tieren vom Monte Gargano. Bastardierung oder gar Genfluß zwischen den Arten ist danach auch hier sehr unwahrscheinlich. Die biochemisch bestimmten Individuen unterschieden sich morphologisch deutlich nur in der Färbung: Waldmäuse sind auf dem Rücken gewöhnlich grau, Gelbhalsmäuse graubraun. Waldmäuse haben meist einen länglichen, Gelbhalsmäuse einen runden gelben Kehlfleck.

Literatur

Amtmann, E. (1965): Biometrische Untersuchungen zur introgressiven Hybridisation der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus tauricus* Pallas, 1811). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **3**, 103–156.

Bauer, K.; Krapp, F.; Spitzenberger, F. (1967): Säugetiere aus Vorarlberg. Ann. Naturhist. Mus. Wien **70**, 55–71.

Bothschafter, E. (1963): Biometrische Untersuchungen an Gelbhalsmäusen (*Apodemus tauricus* Pallas, 1811) und Waldmäusen (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) aus dem Bayerischen Wald. Säugetierk. Mitt. **11**, 1–47.

Gemmeke, H. (1980): Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). Z. Säugetierkunde **45**, 348–365.

Larina, N. I. (1958b): Zusammenhänge zwischen geographischen Veränderungen und zwischenartlicher Kreuzung und ihre Bedeutung für die Evolution. Veröff. Lehrst. Zool. Univ. Saratow I, 546–661 (aus: Wiss. Ber. Hochschule Biol. **4**, 37–49).

Maurer, R. (1968): Disk-Elektrophorese. Berlin: Walter de Gruyter.

Mayr, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg und Berlin: Paul Parey.

Niethammer, J. (1969): Zur Frage der Introgression bei den Waldmäusen *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* (Mammalia, Rodentia). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **7**, 77–127.

Niethammer, J.; Krapp, F. (1978): Handbuch der Säugetiere Europas. Wiesbaden: Akademische Verlagsges.

Stegemann, H. (1977): Elektrophorese und Fokussieren in Platten. Rundschreiben.

Steiner, H. M. (1968): Untersuchungen über die Variabilität und Bionomie der Gattung *Apodemus* (Muridae, Mammalia) der Donau-Auen von Stockerau (Niederösterreich). Z. wiss. Zool. **177**, 1–96.

Witte, G. (1964): Introgression bei *Apodemus flavicollis* und *A. sylvaticus*. Biometrische Untersuchungen an *Apodemus*-Populationen des Monte-Gargano (Süditalien). Bonn. zool. Beitr. **15**, 159–177.

Anschrift der Verfasser: Dr. Hubert Gemmeke, Prof. Dr. Jochen Niethammer, Zoologisch und Vergleichend Anatomisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

The House mouse complex of species: Sympatric occurrence of biochemical groups *Mus* 2 and *Mus* 4 in Rumania

By L. Thaler, F. Bonhomme, Janice Britton-Davidian, and M. Hamar

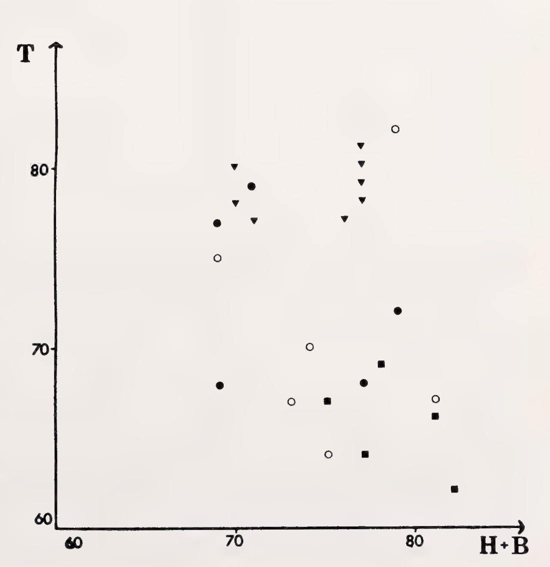
Receipt of Ms. 4. 6. 1980

Abstract

For the first time biochemical groups *Mus* 2 and *Mus* 4 have been shown to behave as sympatric species. *Mus* 2 is related to *Mus musculus musculus* while *Mus* 4 is related to the short-tailed mouse referred to in Greece as "*Mus musculus spicilegus*".

Introduction

Four biochemical groups (*Mus* 1 to 4) have been shown to occur among European mice on the basis of electrophoresis. *Mus* 1 and *Mus* 2 are allopatric but intergrade along a narrow hybrid zone well studied in Denmark (Hunt and Selander 1973). Thus they interact as parapatric semi-species of the same biological species. *Mus musculus domesticus* and *M. m. brevirostris* belong to *Mus* 1, while *M. m. musculus* and maybe other subspecies such as the Asiatic *M. m. wagneri* belong to *Mus* 2. *Mus* 3 ist restricted to the Western Mediterranean where it occurs sympatrically with *Mus* 1 (Britton et al. 1978; Thaler et al. 1978). *Mus* 1 and *Mus* 3 hybridize under laboratory conditions (Bonhomme et al. 1978a) but never do so in nature, even in such outdoor habitats where both groups are established permanently. Thus *Mus* 1 and *Mus* 3 interact as sympatric species and the latter deserves a specific name of its own *(Mus spretus)*. *Mus* 4 has been defined in Greece where it occurs sympatrically with *Mus* 1, the two groups never hybridizing in nature (Bonhomme et al. 1978b). The



Tail length (T) and head and body length (H + B) distribution. This figure shows that this most used criterion is adequate in distinguishing *Mus* 1 (tail always longer than head and body) from *Mus* 4 (tail always shorter). But *Mus* 2 populations are intermedate and their distribution overlaps both *Mus* 1 and *Mus* 4 distributions. Relative tail length is not a good criterion for distinguishing the two species of Rumanian mice.
● *Mus* 2 – Bucharest; ○ *Mus* 2 – Braila; ■ *Mus* 4 – Braila; ▼ *Mus* 1 – Greece

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4603-0169 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 169–173

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Greek shorttailed mice referred to as "*Mus musculus spicilegus*" by ONDRIAS (1965) are equivalent to the biochemical group *Mus* 4. They are easy to distinguish morphologically from mice of biochemical group *Mus* 1 which are always long-tailed and are referred to as *M. m. brevirostris* or *M. m. domesticus* by ONDRIAS depending on the color of the belly.

So it is clear that the Greek "*spicilegus*" mice (= *Mus* 4) interact with *Mus* 1 as a sympatric species. They deserve a species name of their own and we have been calling them *Mus spicilegus*. But two other questions remain unsolved:

1. What about the famous mound-builder *(tumulus)* mice which, as the Greek short-tailed mice, are also currently referred to as "*Mus musculus spicilegus*" (HAMAR 1960)?

2. What about the relationships between "*spicilegus*" (whatever its rank, species or subspecies) and *Mus musculus musculus*? According to SERAFINSKI (1965) and many others, *M. m. musculus* is an indoor mouse which has evolved in North Eastern Europe from the outdoor wild mouse *spicilegus* (including the mound-builder mice) widespread in South Eastern Europe.

Materials and methods

Eleven mice have been trapped in the great island of Braila, in a field where mound-building activity occurs each year at fall. At first sight all these mice could be referred to as "*M. m. spicilegus*". Five other mice have been trapped indoors in Bucharest city.

The mice have been analyzed by starch gel electrophoresis, using the technique described by SELANDER et al. (1971) with minor modifications.

Twenty-seven loci have been scored: 2 lactate dehydrogenases (1.1.1.27; Ldh-1 and Ldh-2); 2 malate dehydrogenases (1.1.1.37; Mor-1 and Mor-2); 2 isocitrate dehydrogenases (1.1.1.42; Id-1 and Id-2); a malic enzyme (1.1.1.40; Mod-1); an alcohol dehydrogenase (1.1.1.1.; Adh-1); a sorbitol dehydrogenase (1.1.1.14; Sdh-1); an alpha-glycerol phosphate dehydrogenase (1.1.1.8; Gdc-1); 7 esterases (3.1.1.1.; Es-1, Es-2, Es-3, Es-10, Es-14, Es-15 and Es-A); 2 glutamate oxaloacetate transaminases (2.6.1.1.; Got-1 and Got-2); a phosphoglucomutase (2.7.5.1.; Pgm-2); a glucosephosphate isomerase (5.3.1.9.; Gpi-1); an indophenol oxidase (1.15.1.1.; Ipo-1); a carbonic anhydrase (4.2.1.1.; Car-2); 2 non-enzymatic proteins (hemoglobin β chain Hbb and albumine Alb) and a gene regulating lactate dehydrogenase subunit B activity in red cells (Ldr-1). For the purpose of comparison populations of *Mus* 2 from Denmark from a locality close to Aarhus, and of *Mus* 1 and *Mus* 4 from Greece (near Thessaloniki) have been analyzed at the same loci.

From the gene frequencies various indexes have been computed (Table 2):

intrapopulation genic heterogeneity: $$H = \Sigma \frac{1 - \Sigma x_i^2}{n}$$

NEI's genetic distance (1972): $$D = -\mathrm{Ln}I = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^{j=n} \frac{\sum_i x_i y_i}{\sqrt{\Sigma x_i^2 y_i^2}}$$

and the index: $$A = n - \sum_{j=1}^{j=n} (\sum_i x_i y_i)$$ (AUTEM et BONHOMME 1980)

in which x_i and y_i are the frequencies of the ith allele at the jth locus in populations X and Y.

Length of tail and body have been measured. Hybridization experiments have been attempted.

Results

The mice analyzed in this study were found to belong to two distinct biochemical groups on the basis of electrophoretic data. Each group shows different alleles at 6 loci (Table 1) while identically homozygous at the 10 following loci: Ldh-1, Ldh-2, Mor-1, Mor-2, Gdc-1, Got-1, Es-14, Id-2, Gpi-1, and Es-A.

A cross has been obtained between a male *Mus* 4 from Rumania and a female *Mus musculus* (C 57 Bl/6 inbred stock). Among a litter of five, three were expelled dead and two vigourous female hybrids grew to unusual large size and may be sterile.

From the gene frequencies various indexes have been computed (Table 2).

Table 1

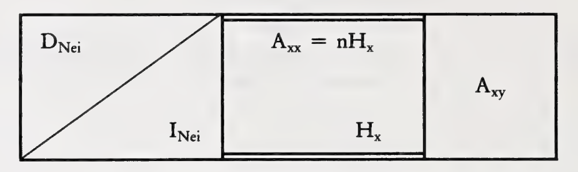
Allelic frequencies at the 17 loci that are not identically monomorphic in populations of *Mus* 1, *Mus* 2 and *Mus* 4

Locus	Allele		*Mus* 2		*Mus* 1	*Mus* 4	
		Bucharest	Braila	Denmark	Greece	Braila	Greece
Id–1	100	0,00	0,00	0,00	0,60	1,00	1,00
	125	1.00	1,00	1,00	0,40	0,00	0,00
Mod–1	r	0,25	0,59	0,40	0,00	0,20	0,00
	m	0,75	0,41	0,60	1,00	0,80	1,00
Hbb	s	0,67	0,14	0,50	0,85	0,00	0,00
	d	0,33	0,86	0,50	0,15	1,00	1,00
Alb–1	100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00
	98	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
Adh–1	100	0,33	0,55	1,00	1,00	0,00	0,00
	35	0,67	0,45	0,00	0,00	1,00	1,00
Sdh–1	110	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00	0,00
	100	1,00	1,00	1,00	0,50	1,00	1,00
Got–2	f	0,67	1,00	1,00	0,80	1,00	1,00
	s	0,33	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00
Ldr–1	a	1,00	1,00	0,00	0,85	0,70	0,70
	b	0,00	0,00	1,00	0,15	0,30	0,30
Es–1	100	1,00	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00
	94	0,00	0,00	0,00	0,92	1,00	1,00
	92	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00
Es–2	107	0,00	0,00	0,00	0,00	0,90	1,00
	100	0,00	0,05	0,17	1,00	0,10	0,00
	98	1,00	0,95	0,83	0,00	0,00	0,00
Es–3	105	0,00	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00
	102	1,00	0,95	0,55	1,00	0,00	0,00
	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,50	0,04
	80	0,00	0,05	0,45	0,00	0,00	0,00
	70	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,96
Es–10	100	0,00	0,09	0,00	1,00	1,00	1,00
	60	1,00	0,91	1,00	0,00	0,00	0,00
Es–15	115	0,00	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00
	110	0,00	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00
	100	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00	1,00
Pgm–2	r	0,92	0,75	0,55	0,92	1,00	1,00
	l	0,08	0,25	0,45	0,08	0,00	0,00
Pgd–1	100	1,00	1,00	0,85	1,00	1,00	1,00
	1	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00
Ipo–1	100	0,00	0,00	0,00	0,92	1,00	1,00
	80	1,00	1,00	1,00	0,08	0,00	0,00
Car–2	100	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00	0,00
	80	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	1,00

Table 2

Genic diversity between 3 biochemical groups using the following indexes:

H = intrapopulation genic heterogeneity; I = genetic similarity and D: genetic distance (Nei 1972); A = mean number of locus for which two randomly chosen genomes differ in the two species compared; n = 27 loci



		Mus 2			*Mus* 1	*Mus* 4	
		Bucharest	Braila	Denmark	Greece	Braila	Greece
Mus 2	Bucharest	1,86 / 0,079	2,51	4,185	6,83	10,07	10,96
	Braila	0,025 / 0,976	1,94 / 0,072	3,86	7,26	9,80	10,83
	Denmark	0,084 / 0,920	0,068 / 0,934	2,51 / 0,093	7,64	11,23	12,20
Mus 1	Greece	0,212 / 0,809	0,232 / 0,793	0,240 / 0,787	2,27 / 0,084	7,86	8,75
Mus 4	Braila	0,394 / 0,675	0,377 / 0,686	0,452 / 0,636	0,263 / 0,768	1,91 / 0,071	3,21
	Greece	0,476 / 0,622	0,466 / 0,628	0,543 / 0,581	0,338 / 0,713	0,080 / 0,923	0,513 / 0,019

Discussion

Mus 4 and *Mus* 2 have been trapped together in a field near Braila. In this place *Mus* 4 and *Mus* 2 have fixed or almost fixed different alleles at the following loci: Es-2, Es-3, Es-15, Id-1, Ipo-1 and Car-2. This indicates complete genetic isolation. Thus *Mus* 4 and *Mus* 2 interact as sympatric species.

There is a significant genetic distance between Rumanian and Greek *Mus* 4. They exhibit different alleles at three loci: Alb-1, Es-3 and Es-15 (see Table 1 for details of gene frequency). On this basis we may define two biochemical subgroups: a northern subgroup *Mus* 4 B defined in Rumania and a Southern subgroup *Mus* 4 A defined in Greece. It remains to be known if *Mus* 4 B and *Mus* 4 A intergrade or not. Provisionally we will consider them as conspecific.

There is not much genetical divergence between the field population (Braila) and the

city population (Bucharest) of *Mus* 2 in Rumania. But the field population exhibits slightly shorter tail length than the city population and thus comes morphologically closer to *Mus* 4 B. There is a significant genetic distance between both Rumanian *Mus* 2 populations and the Danish *Mus* 2 population but this divergence is due mostly to allelic frequency variation at many loci and does not allow for a definition of biochemical subgroups in *Mus* 2.

Conclusion

This is the first time the biochemical group *Mus* 2 has been shown to occur sympatrically with another group, *Mus* 4. *Mus* 2 is found outdoors as well as indoors, whereas *Mus* 4 is found only outdoors. Outdoor specimens of *Mus* 2 are very difficult to distinguish from specimens of *Mus* 4 trapped in the same area (where mound-building activity occurs). *Mus* 2 is related to *Mus musculus musculus*, while *Mus* 4 is related to the short-tailed mouse of Greece known there as "*Mus musculus spicilegus*" (Ondrias 1965). The question arises as to which species, *Mus* 2 or *Mus* 4, is responsible of the mound-building activity in Rumania.

Acknowledgements

The mice from Bucharest city have been provided by Dr. Murariu and Dr. Torcea (Musée d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"). The work has been supported by the French C.N.R.S. (LA n° 299 and A.T.P. "souris").

Zusammenfassung

Der Artenkreis der Hausmaus: Sympatrie der biochemischen Gruppen Mus 2 und Mus 4 in Rumänien

Zum erstenmal wird gezeigt, daß die Mäuse, die den biochemischen Gruppen *Mus* 2 und *Mus* 4 angehören, in Rumänien sympatrisch vorkommen. *Mus* 2 gehört zu *Mus musculus musculus; Mus* 4 zeigt Verbindungen zu der Kurzschwanzmaus, die in Griechenland als *Mus musculus spicilegus* bezeichnet wird.

Literature

Autem, M.; Bonhomme, F. (1980): Eléments de Systématique Biochimique chez les Mugilidés de Méditerranée. Biochem. Syst. Ecol. **8**, 305–308.

Bonhomme, F.; Martin, S.; Thaler, L. (1978a): Hybridation en laboratoire de *Mus musculus* L. et *Mus spretus* Lataste. Experientia **34**, 1140–1141.

Bonhomme, F.; Britton-Davidian, J.; Thaler, L.; Triantaphyllidis, C. (1978b). Sur l'existence en Europe de quatre groupes de souris (genre *Mus* L.) du rang espèce et semi-espèce, démontrée par la génétique biochimique. C. R. Acad. Sc. Paris, D. **287** 631–633.

Britton-Davidian, J.; Thaler, L. (1978): Evidence for the presence of two sympatric species of mice (Genus *Mus* L.) in Southern France based on biochemical genetics. Biochemical Genetics **16**, 213–225.

Hamar, M. (1960): Systématique, répartition et écologie de la souris kourgane (= à tumulus) en Roumanie *(Mus musculus spicilegus* Petényi, 1882). (in Russ.).

Hunt, W. G.; Selander, R. K. (1973): Biochemical genetics of hybridisation in European house mice. Heredity **31**, 11–33.

Nei, M. (1972): Genetic distance between populations. Amer. Nat. **106**, 283–292.

Ondrias, J. C. (1965): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. Säugetierkde. Mitt. **14**, 1–136.

Selander, R. K.; Smith, M. H.; Yang, S. Y.; Johnson, W. E.; Gentry, J. B. (1971): IV. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse *(Peromyscus polionotus)*. Studies in Genetics, Univ. Texas Publ. **7103**, 49–90.

Serafinski, W. (1965): The subspecific differentiation of the Central European House Mouse *(Mus musculus* L.). in the light of their ecology and morphology. Ekologia Polska A, XIII, 305–348.

Thaler,, L.; Bonhomme, F.; Britton-Davidian, J. (1978): Molecular population genetics of mice. Significance of the Mediterranean Basin. Hereditas **89**, 149.

Authors' addresses: L. Thaler, F. Bonhomme, J. Britton-Davidian, Laboratoire d'Evolution des Vertébrés, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34060 Montpellier Cédex, France; M. Hamar, Research Institute for Plant Protection, Bd. Ion Ionescu de la Brad n°8, 71592 Bucharest, Rumania

Reproductive biology of the unstriped grass rat, *Arvicanthis*, in East Africa

By B. R. Neal

Department of Biology, University of Saskatchewan

Receipt of Ms. 7. 10. 1980

Abstract

A total of 749 *Arvicanthis* was collected from two areas in western Uganda and a third area in central Kenya to compare breeding biology and life history strategies in different environments.

Breeding was continuous in western Uganda, but in central Kenya, where the environment was more seasonal, breeding ceased towards the end of the dry season. No relationship was observed between the breeding season and diet. Factors accounting for the breeding rhythm in different environments are discussed.

Breeding rates, litter size, and potential production rates tended to increase as the environment became more variable, and body size and age of first reproduction tended to decrease. The trends were generally consistent with the theory of r- and K-selection.

Introduction

The unstriped grass rat or Nile rat is common in savanna and cereal cropland in the Nile valley and much of Africa south of the Sahara and north of the Zambezi (Kingdon 1974). It is an important agricultural pest (Taylor and Green 1976) and a carrier of various diseases including bubonic plaque (Heisch et al. 1953; Misonne 1959; Davis 1963).

It is a highly plastic genus with regard to coat colour, size, and minor variations of skull and tooth form. Consequently the status of many of the described forms is uncertain. Misonne (1971) only recognized one species, *niloticus* (Desmarest), but suggested that some of the pale-bellied forms might be a distinct species. In East Africa two species have been recognized: a dark-bellied form, *niloticus*, and a white-bellied form called *lacernatus* Rüppel by Kingdon (1974) and *testicularis* (Sundevall) by Delany (1975). However, Rosevear (1969) in a very careful comparison of West African forms concluded that belly colour was an unreliable criterion and grouped *testicularis* with *niloticus*. Chromosome studies have revealed that there are at least two species in this genus because the form *niloticus* has a karyotype of 56 chromosomes (Matthey 1965), and *abyssinicus* Rüppell a karyotype of 62 chromosomes (Matthey 1959). The genus is obviously in need of taxonomic revision.

The breeding biology of *Arvicanthis* also appears to be variable (Delany and Neal 1969; Taylor and Green 1976; Müller 1977). This paper documents the breeding biology of two populations from western Uganda and a third population from central Kenya. The breeding biology of these populations is compared to populations from western Kenya (Taylor and Green 1976) and Ethiopia (Müller 1977) firstly to shed some light on the environmental factors responsible for the initiation of breeding, and secondly to discuss the life history and in particular, reproductive strategy, of this genus.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4603-0174 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 174–189

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Study areas and climate

The two areas in western Uganda were located in the Ruwenzori (formerly Queen Elizabeth) National Park. Most animals were trapped at Mweya Peninsula (0° 11' S, 29° 54' E) within an area of approximately 1 km^2, at an altitude of 950 m. The area was mainly within 100 m of housing where the grassland was considerably modified by repeated cutting. The dominant grass was *Cynodon dactylon*, and *Panicum maximum*, *Sporobolus pyramidalis*, *Chloris gayana*, *C. pycnothrix*, and *Cenchrus ciliaris* were also abundant. Animals were also collected from the Crater Track region (0° 06' S, 29° 54' E) 10–13 km north of Mweya Peninsula, within an area of approximately 8 km^2, at an altitude of 1000–1100 m. The vegetation was dense grassland, 90–120 cm high, dominated by *Imperata cylindrica*, *Themeda triandra*, and *Cymbopogon afronardus*. A more detailed description of the area is provided by Neal (1970).

Rainfall and temperature were monitored at Mweya Peninsula. Rain is expected throughout the year but the pattern is seasonal. There are normally two rainy seasons, during the periods March until May and September until November (McCallum and Hanna 1969). The June to July dry season is normally more severe than the January until February dry season. There was little seasonal variation in temperature, the mean monthly temperature ranged from 22.9 to 23.9 °C during the period of study.

Animals were collected from five localities in Meru National Park in central Kenya. Almost all of the animals were collected from the southern edge of the Rojewero Plains (0° 11' N, 38° 10' E) within an area of approximately 2 km^2, at an altitude of 650 m. The plains are open grassland dominated by *Chrysopogon plumulosus*, *Sehima nervosum*, *Cenchrus ciliaris*, and *Chloris virgata* (Ament 1975). There were a few stunted trees, mainly *Combretum apiculatum*, *Acacia* sp. and *Terminalia* sp. *Arvicanthis* were almost exclusively trapped under and around fallen trees. A few animals were collected from four other areas within a 10 km radius of the Rojewero Plains. They were all similar to the Rojewero population, with the exception of those collected from the Mururi Swamp, 6–7 km northwest of the Rojewero Plains.

Rainfall and temperature were monitored at the Park headquarters, 3 km east of the main trapping area. There are normally two rainy seasons, during the periods March until May and October to December (Morth 1970). The probability of rain during the dry seasons is low, so that rainfall is more seasonal than in western Uganda. The seasonal variation in temperature was also greater than in western Uganda, the mean temperature ranging from 25.2 °C to 29.9 °C during the period of study.

Materials and methods

A total of 438 *Arvicanthis* was trapped at Mweya Peninsula, 87 from the Crater Track region, 224 from the Rojewero Plains, and 3 from the Mururi Swamp. The areas were sampled by standard trap lines spaced approximately 50 m apart with the traps at 10 pace intervals. Collections were made monthly for a period of at least a year in the three main study areas. Animals were measured, weighed and sexed soon after removal from the traps. A clean body weight was obtained by removing the gut, from the lower oesophagus to the rectum, and also the uterus and embryos of pregnant females.

The female reproduction tract was examined before and after fixation in Bouin's solution and animals categorized as immature if they had a thin, non-vascularized uterus, and no placental scars or corpora lutea were observed. Mature females were categorized as 1. visibly pregnant (i. e. with implanted embryos); 2. reproductively active if visibly pregnant, or the uterus was distended and well vascularized, or corpora lutea were observed; and 3. reproductively inactive if the uterus was thin and poorly vascularized and no corpora lutea were visible. The ovaries of animals collected in Kenya were also serially sectioned. Five animals were reclassified after examination of the sectioned ovaries. All were females which were initially categorized as immature but which were found to have corpora lutea and were, therefore, reclassified as reproductively active mature animals. Thus, the classification based on the gross morphology of the reproductive tract was generally reliable.

The male reproductive organs were dissected out and weighed after preservation in Bouin's solution. A sperm smear was taken from each cauda epididymidis. Individuals were classified as 1. immature if no sperm was visible; 2. sub-adult if only a few sperm were present among fat globules; and 3. adult if sperm were abundant. It was assumed that only adult males were fecund.

The relative age of individuals was estimated using the eruption and subsequent wear of the upper molars as a criterion (Neal 1968). Seventeen preliminary age-classes were identified based on the way in which the dentine of individual cusps joined as a result of tooth wear. The preliminary age-classes were grouped to give 12 final age-classes.

Stomachs of the Kenya animals were preserved in Bouin's solution and after transfer to 70 % alcohol were examined microscopically using a polarized light system. The identification of plant and

animal material was facilitated by their different birefringence patterns, but quantification of different plant types was not attempted because the food particles were generally very small and diverse. Replicate slides were made and the relative surface area of plant and animal material assessed visually until their percentage could be determined with a standard error of less than five percent. This normally involved the measurement of 100–200 food particles. A note was also made if seeds were common.

The potential annual production of young per female, P, was estimated for each locality using the equation:

$$P = \sum^{season} (L \cdot T/I)$$

where L is the litter size in the wet or dry seasons, T is the length of the wet and dry seasons, and I is the interval between litters in the wet and dry seasons. It is possible to estimate or measure L and T directly and I was estimated for each season using the following equation:

$$I = p_o + p_I + p_v$$

where p_o is the mean length of the non-pregnant period, p_I is the length of the preimplantation period when embryos are not macroscopically visible, and p_v is the length of the gestation period when embryos are macroscopically visible. Obviously the gestation period is the sum of p_I and p_v. The value of p_v was estimated to be about 14 d, because the gestation period is about 18 d (Davis 1963) and p_I is approximately 4 d because the implantation sites in most small rodents become macroscopically visible on the fifth day of gestation (Snel and Stevens 1966; Layne 1968). The combined value of p_o and p_I was estimated for each season by the following equation, which is a modification of the equation given by Butynski (1979):

$$Nv/(N_o + N_I) = p_v/(p_o + p_I)$$

where N_v is the number of females with implanted embryos, and $(N_o + N_I)$ are the number of adult females without implanted embryos. This method overestimates the actual annual production of young per female because it ignors the mortality of adult females.

Results

Body characteristics

The various populations of *Arvicanthis* differed markedly in their body weights and weights of the adult male reproductive organs (Table 1). The two Ugandan populations were only 10–13 km apart, and the two Kenyan populations only 6–7 km apart, and yet there was no overlap in the size and weight of the adult testes and the two Kenyan

Table 1

Body weights and weights of male reproductive organs of various populations of *Arvicanthis* (g)

	Uganda		Kenya		
	Mweya Peninsula	Crater Track	Rojewero Plains	Mururi Swamp	Other Studies
Birth weight	2½–3	2½–3	3–3½	–	4–6[1]
Weanling weight	15–25	15–25	15–20	–	
Weight at puberty ♀	55–65	c. 60	20–35	–	c. 45[2]
♂	65–80	c. 60	33–40	–	
Adult weight ♀ (range)	60–110	60–90	35–70	80–89	140–150
(mean)	86 ± 1.4	74 ± 1.8	49 ± 1.4		66[2a]; 84[2b] c. 95[3]
Adult weight ♂ (range)	70–125	60–90	35–65	91	140–175[1]
(mean)	98 ± 1.3	75 ± 2.1	52 ± 1.2		89[2a]; 98[2b] c. 95[3]
Weight adult testes	1.1–2.2	0.28–0.51	0.08–0.23	0.5	
Weight adult seminal vesicles	0.1–1.2	0.05–0.31	0.03–0.3	0.14	

[1] Laboratory population from Dakar, Senegal (Quilici et al. 1969). – [2] Field population at Kitale, W. Kenya (Taylor and Green 1976); [2a] no wheat supplement; [2b] fed wheat supplement. – [3] Field population in Semien Mountains National Park, Ethiopia (Müller 1977)

populations also differed markedly in their adult body weights. These results suggest that these populations are reproductively isolated from one another and there are strong selection pressures maintaining these differences.

It has been noted that animals from wetter areas tend to be larger than those from drier areas in both West Africa (ROSEVEAR 1969) and East Africa (KINGDON 1974). My data (Table 1) are consistent with this observation, but animals collected from western Kenya (TAYLOR and GREEN 1976) and Ethiopia (MÜLLER 1977), where the annual rainfall is considerably heavier than western Uganda, were no larger or even not as heavy as the Mweya Peninsula population (Table 1). However, the climate in these wetter areas was more seasonal than that recorded in western Uganda, and this in part may explain the discrepancy.

Adult males were a little heavier than adult females at Mweya Peninsula, western Kenya, and in a laboratory population from Senegal (Table 1). There was no evidence of sexual dimorphism in other populations although males tended to mature at a heavier body weight than females on the Rojewero Plains.

Breeding season

Reproductively active males and gravid females were collected throughout the year at Mweya Peninsula, and reproductive activity appeared to be at a maximum during the rains (Fig. 1 A, B, D). Only 35 adult females were collected from the nearby Crater Track area. Reproductively active females were present every month (except August when no adult females were collected) and pregnancies were recorded during the periods March to July and September to December. Thus, the general pattern of breeding appeared to be similar in the two localities in western Uganda.

Reproductively active males and females were also collected throughout the year on the Rojewero Plains, but breeding ceased towards the end of the dry season when the mean temperature was at a maximum (Fig. 2 A, B, D). The lack of conceptions in October and March to early April, which had small samples, was confirmed by the absence of any females with recent placental scars in the November and April samples.

The difference in breeding seasons in western Uganda and central Kenya was expected because rainfall was more seasonal in Kenya (Figs. 1 D, 2 D). The speed of the breeding response to increased rainfall was also different in the two areas. Immature males and adult females in western Uganda began to mature or increase their reproductive activity the month after the increased rainfall in August 1965, and breeding peaked in October, two to three months after the start of the rains (Fig. 1A, B, D). There was little synchrony in conceptions and females were collected at all stages of gestation in September and October 1965. In contrast, the breeding response to increased rainfall was extremely rapid in central Kenya (Fig. 2 B, D) and, as a consequence, the conceptions were more synchronized. There was an obvious progression in the breeding data collected at the end of the dry season and beginning of the rains (Table 2). Most conceptions occurred one to two weeks after the onset of the rains, although a few individuals conceived during the first week of the rains.

The pattern of breeding in central Kenya was very similar to that reported for the Northern Sudan (HAPPOLD 1975), except that there is only one rainy season in July to September at Khartoum. However, in agricultural areas around Kitale in western Kenya, where there is normally a single rainy season from March until September (MORTH 1970), *Arvicanthis* ceased breeding around the middle of the dry season and did not begin again until two to three months after the start of the rains (TAYLOR and GREEN 1976). However, they bred almost continuously if cereals were artificially supplied. WATSON (1950) suggested a possible breeding season towards the end of the rains in eastern Uganda because

Testes Wt (g)
2·0
1·0
A
% Reprod Activity
B
% Immature
C
Rainfall (mm)
Temp °C
D
Mean Max
Mean Min
A M J J A S O N D J F M
1965 MONTH 1966

Fig. 1. Seasonal changes in reproductive activity of *Arvicanthis* at Mweya Peninsula, in relation to monthly rainfall and temperature. Numbers in figures A–C indicate sample sizes. A: —●— adult males, ---○--- immature or maturing males; B: —●— overall adult female reproductive activity (see text), ---○--- visibly pregnant

Testes Wt (g)
0·2
0·1
A
% Reprod Activity
B
% Immature
C
Rainfall (mm)
Temp °C
D
Mean Max
Mean Min
J A S O N D J F M A M J
1974 MONTH 1975

Fig. 2. Seasonal changes in reproductive activity of *Arvicanthis* at Rojewero Plains in relation to rainfall and temperature. Notation as in Fig. 1

Table 2

Reproductive condition and stage of gestation of adult females collected at the end of the dry season and beginning of the rains in the Meru National Park, Kenya

Time in relation to start of rains	No. of adult females Corpora lutea absent	 Corpora lutea present Not visibly pregnant	 Visibly pregnant	 Length of Embryos mm
2–23 d before rains (Oct., March, April data)	7	2	0	–
Rains start + 3–5 d (April data)	5	1	0	
+ 6–8 d (April data)	0	3	1	< 1
+ 13–17 d (Nov. data)	0	0	3	< 1
			2	5½–7
+ 18–21 d (Nov. data)	0	1	3	< 1
			2	7–10
+ 27–32 d (May data)	0	3[1]	1	8–9½
			3	10–15
			2	16–19
			5	20–28

[1] parous females

Arvicanthis were very numerous during the early part of the dry season. Finally, in the Ethiopian highlands breeding was confined to the dry season (Müller 1977), possibly because of the cold, damp conditions that exist during the rains. It is obvious that the pattern of breeding in relation to rainfall is very variable in this genus.

Breeding rates

There was no significant difference in breeding rates between the two localities studied in Uganda, and so the results have been combined for the following comparison of breeding rates. The pattern of breeding in Uganda (Fig. 1) and Kenya (Fig. 2) was best predicted by the pattern of rainfall accumulated over a two month period. This seems biologically reasonable because it incorporates a time lag including the effects of rainfall as well as current rainfall conditions. On this basis the dry periods were defined as those months in which less than 100 mm of rain had accumulated over a two month period (July–August and January–February in western Uganda, and July–October and February–early April in central Kenya), and the wet periods included the other months of the year.

Female reproductive activity and pregnancy rates were compared (Table 3) and found to be significantly higher during the wet seasons, although the level of significance was only 10 % in the case of pregnancies in Uganda. The inverse relationship between breeding activity and percentage of immatures was consistent with this seasonal breeding pattern (Figs. 1 B, C; 2 B, C). Reproductive activity and pregnancy rates were significantly higher in central Kenya compared to western Uganda (Table 3), except for pregnancy rates during the dry seasons. Thus, there was a greater amplitude in seasonal breeding rates in Kenya compared to Uganda, which was expected because rainfall was more seasonal.

In western Kenya the pregnancy rate was approximately 50 % in the main breeding period during the rains (Taylor and Green 1976), compared to rates of 38 % and 69 % observed during the rains in western Uganda and central Kenya (Table 3). Approximately 24 % of the adult females were pregnant during the dry season in Ethiopia (Müller 1977),

Table 3

Comparison of adult female reproductive activity and pregnancy rates in wet and dry seasons and different localities

Proportions tested for independence by chi-squared analysis of 2 × 2 contingency tables (Sokal and Rohlf 1969)

Locality	Wet season	Dry season	Comparison of seasons
	Proportion reproductively active		
Uganda	95/133	21/49	χ^2 = 12.7***
Kenya	62/67	24/35	χ^2 = 10.0***
Comparison of localities	χ^2 = 11.8***	χ^2 = 5.4**	
	Proportion visibly pregnant		
Uganda	50/133	12/49	χ^2 = 2.7*
Kenya	46/67	10/35	χ^2 = 14.9***
Comparison of localities	χ^2 = 17.2***	χ^2 = 0.18 ns	

* P < 0.1; ** P < 0.05; *** P < 0.005
ns = no significant difference

which is similar to the pregnancy rates of 24 % and 29 % observed during the dry seasons in western Uganda and central Kenya (Table 3).

The sexual activity of adult males was assessed by changes in testes weights. There appeared to be no significant seasonal variation in central Kenya (Fig. 2 A) although larger samples are required to be certain. The sample of adult males from the Crater Track area was also too small to determine seasonal changes. However, there was a significant seasonal variation at Mweya Peninsula (Fig. 1 A). The adult testes attained a mean weight of 1.6 g during the wet periods and regressed to a mean weight of 1.4 g during the dry seasons. The difference in weight was highly significant (t_{116} = 4.08, P<0.001). The testes of adult males were also found to regress during the dry season in western Kenya (Taylor and Green 1976).

Litter size

The variation in litter size in the three main study areas is presented in Table 4. The mean number of implanted embryos was significantly different in the three areas, and the mean number of live embryos was also higher in central Kenya compared to western Uganda. However, the mean number of live embryos was not significantly different in the two localities in western Uganda because of the heavier prenatal mortality at Mweya Peninsula. Other records of litter size include a mean number of embryos of 6.0 (range 2–12) in western Kenya (Taylor and Green 1976), 4.88 ± 0.54 in Ethiopia (Müller 1977), 2–10 embryos per litter in the northern Sudan (Happold 1966), and 3–5 embryos per litter in northern Tanzania (Misonne and Verschuren 1966). The number of young recorded at birth in various laboratory studies include a mean of 5.3 (range 1–11) in a population from Entebbe, Uganda (Davis 1963), 4.64 (range 2–7) in a cross between populations from Senegal and Ethiopia (Petter et al. 1969), and 5–10 young per litter in a population from Senegal (Quilici et al. 1969). Thus, litter size varies from approximately 3 to 6 depending on the locality.

Litter size appeared to be at a maximum towards the end of the rainy seasons and at a minimum during the dry seasons at Mweya Peninsula (Table 4), and there was also a general trend of increased litter size with increase in maternal body weight. However, these trends were not significant when tested by two-way analysis of variance. The trends should

Table 4

Monthly variation in mean number of implanted embryos at three localities in Uganda and Kenya

Month	Mweya n	Peninsula x̄	Crater n	Track x̄	Rojewero n	Plains x̄
Jan.	2	4.0	–	–	7	5.6
Feb.	2	2.5[1]	–	–	5	5.8
Mar.	2	4.0	2	3.0	–	–
Apr.	9	4.9	1	2.0	1	4.0
May	6	5.7	2	4.5	11	4.2
June	1	4.0	2	4.5	8	7.6
July	4	4.5	1	4.0	–	–
Aug.	2	3.5	–	–	5	4.6
Sept.	5	4.2	1	3.0	–	–
Oct.	9	4.2	2	4.0	–	–
Nov.	1	5.0	3	4.0	9	5.6
Dec.	3	5.7	1	2.0	7	6.1
Mean no.	46[1]	4.54 ± 0.21	15	3.67 ± 0.23	53	5.57 ± 0.24
Implanted S. E.	45[2]	4.62 ± 0.20				
Range	1–10[1]	3–10[2]		2–5		2–12
Mean no live	46[1]	3.93 ± 0.29	15	3.60 ± 0.27	53	5.38 ± 0.23
Embryos S. E.	45[2]	4.0 ± 0.28				
Percent embryos resorbing	13.5[1]	13.5[2]		3.4		1.8

[1] including ectopic pregnancy. – [2] excluding ectopic pregnancy

not be dismissed, however, because the monthly sample sizes were small. An overall comparison of litter size in wet and dry seasons revealed a significant difference at the 10 % level for both implanted embryos ($F_{1,44} = 3.52$; $P<0.1$) and live embryos ($F_{1,40} = 3.74$; $P<0.1$). There was no relationship observed between litter size and maternal body weight on the Rojewero Plains, but there was a significant seasonal variation. However, the trend in litter size was not the same in the two breeding seasons (Table 4). In April and May 1975 the litter size was particularly low before peaking at the beginning of the dry season, but in the November 1974 to February 1975 breeding season the litter size was uniformly high. The difference is inexplicable.

Production rates

The potential annual production of young per female in each locality is compared in Table 5. The Kenyan population had approximately twice the potential of the Ugandan populations mainly because of the significantly higher breeding rate. The two Ugandan populations had about the same potential production rates, which was expected because neither their breeding rates or their mean number of live embryos were significantly different. Davis (1963) recorded the model interval between births as 21 d and a litter size of 5.3 for a laboratory population from Uganda, which would give approximately the same potential rate of production as found on the Rojewero Plains during the rains. I have estimated the potential production per female from the data presented by Taylor and Green (1976) and Müller (1977) at 40–50 young per year in western Kenya, and 23 young per year in Ethiopia.

The actual production of young per female was less than the potential because of adult female mortality. A female had the potential of bearing 7 to 12 litters a year in western Uganda and central Kenya. However, counts of placental scars and the presence of

Table 5

Potential mean annual production of young per female at three localities in East Africa

(see Materials and methods)

Locality	Season	Mean interval between litters I (days)	Time period T (days)	Mean number live embryos L	Production of young per female. P	
Rojewero	wet	20.4	166	5.5	45	65
Plains	dry	49	199	5.0	20	
Mweya	wet	42.4	244	4.5	26	32
Peninsula	dry	68.4	121	3.4	6	
Crater	wet	30	244	3.6	29	35
Track	dry	70	121	3.6	6	

embryos indicated that approximately 60 percent of the females in the last six age classes had two or three litters, and the largest number of litters recorded was five for a single female at Mweya Peninsula. This method undoubtedly underestimated the number of litters produced, because as the number of placental scars increased they became increasingly difficult to count accurately, and consequently were not included in the sample. However, it seems unlikely that most females produced more than three or four litters, i.e. one-half to one-third of their potential annual production, and so the observed pregnancy rates must have been achieved by having a high turnover rate of adult females.

Age structure and population dynamics

The monthly age composition of the Mweya Peninsula and Rojewero Plains (Meru) populations indicated a marked seasonal recruitment of young (Fig. 3). Recruitment of age class I individuals mainly occurred during the dry seasons and was generally consistent with the breeding data for the Kenyan population, but was more restricted in time than expected from the breeding data of the Mweya Peninsula population. The much reduced or lack of recruitment at Mweya, during the periods March to April and September to October, suggests an increased mortality of young born at the end of the dry seasons and beginning of the rains. In the Crater Track region the youngest animals were only caught during the periods May to August and November to January, which suggests that recruitment followed a similar seasonal pattern to that observed at Mweya Peninsula.

Both sexes appeared capable of breeding at an early age, particularly during the rains (Fig. 3, Table 6). The central Kenya population appeared to mature at an earlier age than the Ugandan populations (Table 6), which seems reasonable in view of the difference in weight at puberty (Table 1). The delay in maturation of males at Mweya Peninsula

Table 6

Percentage of immature animals and percentage of pregnant or parous females and males with maximum sperm ratings (% adult) in the first five age classes at three localities in East Africa

Age Class	% immature Rojewero	% immature Mweya	% immature Crater	% adult Rojewero	% adult Mweya	% adult Crater
I	71	93	100	10	0	0
II	50	78	100	24	13	0
III	24	52	100	57	33	0
IV	3	22	17	88	68	72
V	0	0	0	97	92	92

compared to the Rojewero Plains is clearly illustrated during the period May to August (Figs. 1 A, 2 A). *Arvicanthis* has also been found to breed at an early age in western Kenya (Taylor and Green 1976) and in a laboratory population from Senegal (Quilici et al. 1969), but Müller (1977) found that sexual maturity was late in a population in Ethiopia.

Only a few of the May to July cohort of animals appeared to be present a year later (Fig. 3). This suggests that few animals lived for at least a year and there was a rapid turnover rate. A rapid turnover was also indicated by the study of production rates. All study populations had extremely high potential rates of increase (Table 5) but the trap-per-unit-effort index of population size showed no obvious trends and indicated similar population levels throughout the studies. However, Müller (1977) found that the mortality rate of animals one month old or older was low, and there was a slow turnover of the population in Ethiopia.

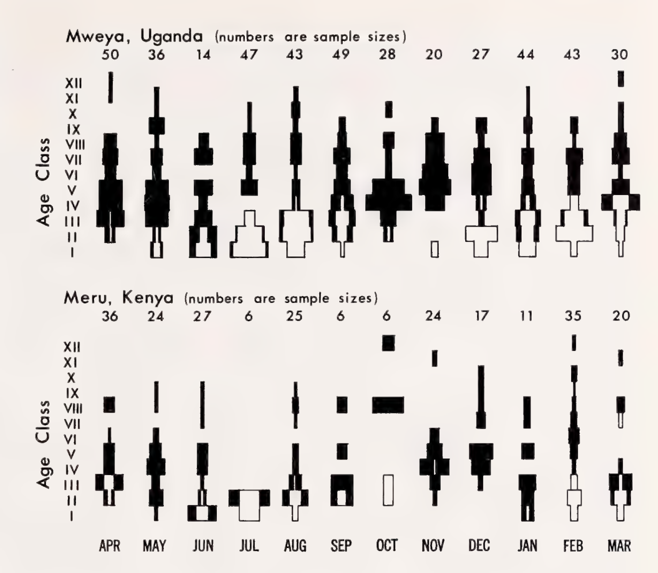


Fig. 3. Monthly age structure of *Arvicanthis* at two localities. Open blocks represent immature animals and solid blocks represent mature animals

Diet

The analysis of stomach contents of animals caught in central Kenya showed that they ate a wide range of food. They were primarily herbivorous, but also commonly ate insects (Table 7). There was no obvious seasonal trend in the proportion of plant material in the stomachs, but seeds were mainly consumed during the months at the beginning of the dry seasons. The plant material consumed was mainly grass, and dicotyledons were also frequently eaten during the rains and early dry season. There was also a significant amount of unidentified plant material which may have been fragments of stems or tubers. Insects were commonly eaten, comprising nearly one third of the food, and formed the bulk of the stomach contents in 28 % of the animals.

Insects formed a much larger part of the diet compared to that noted in other areas by Delany (1964), Nandwa (1973), and Taylor and Green (1976). Otherwise the diet was similar to that found elsewhere, except that cereal crops are a major food item in agricultural areas.

Discussion

Breeding season and environment

Reproductive activity in tropical rodents has conventionally been related to rainfall (Delany 1972; Delany and Happold 1979), because in this region rain is probably the most important factor accounting for seasonal variations in primary productivity. Prop-

osed explanations for this reproductive response to rainfall include 1. increased dietary water intake (Beatly 1969 and 1976; Christian 1979a, b); 2. the stimulative effects of substances found in germinating vegetation (Negus and Pinter 1966; Reichman et al. 1975; Negus and Berger 1977); and 3. nutritional quality and quantity of available food (Field 1975; Delany and Happold 1979).

The last two explanations have already been suggested to explain the breeding rhythm of *Arvicanthis*. Kingdon (1974) suggested that green food might provide a biochemical trigger to seasonal breeding in the wild, because Weinbren and Mason (1957) were able to induce breeding in a laboratory population by adding greenstuffs to their diet; and Taylor and Green (1976) suggested a relationship between a protein-or carbohydrate-rich diet and reproduction, because in western Kenya breeding mainly occurred when seeds and/or cereals formed the major part of the diet, and the breeding season was extended if wheat was artificially supplied. However, the relationship between breeding and rainfall has been found to be extremely variable in different areas (see Results) and so it seems unlikely that there is a simple single explanation for the reproductive response to rainfall.

Reproduction was continuous in western Uganda (Fig. 1), although in the same area many other rodent species had restricted breeding periods (Delany and Neal 1970; Neal 1977a, b). It would seem, therefore, that *Arvicanthis* is physiologically and ecologically well adapted for continuous breeding. Perhaps a better way of understanding the breeding rhythm of *Arvicanthis* is not to ask what initiates breeding, but rather what prevents the population from breeding continuously?

Breeding ceased towards the end of the dry seasons in central Kenya (Fig. 2), but the cessation of breeding did not seem to be related to the length of the dry period. For example, in August 1974, three months after the previous rains had ended in mid-May, more than half of the adult females collected were pregnant, whereas after a similar length of dry period in March 1975 no pregnancies were observed. The difference in breeding rates seemed to be associated with temperature, with breeding being inhibited by increased temperatures at the end of each dry season. This suggests that animals experienced increased heat or, more likely, water stress which prevented them from breeding during the hottest periods of the year, and would explain the very rapid resumption of breeding once the rains began.

In an afro-alpine area of Ethiopia the situation was almost the opposite, with breeding largely confined to the dry season (Müller 1977). Müller argued that the food supply was sufficient for reproduction throughout the year, which is generally supported by other observations on the climate and vegetation in the same general area (Dunbar 1978), and that the cessation of breeding during the rains was due to the intolerance of *Arvicanthis* to the cold, moist conditions. Dunbar (1980) has proposed a similar explanation to account for the negative correlation between births and rainfall in Gelada baboons. The intolerance of cold, moist conditions is presumably species specific because other rodent species only reproduced during the rains and early dry season (Müller 1977).

The cessation of breeding in agricultural areas of western Kenya is more difficult to explain because the seasonal changes induced by the climate were augmented by agricultural activities (Taylor and Green 1976). The observed relationship between diet and reproduction, namely breeding when seeds and/or cereals formed the major part of the diet and no breeding when the diet switched to vegetative plant tissue, probably did not indicate a simple cause and effect relationship for three reasons. Firstly, breeding rapidly declined or ceased slightly before nutritious food became scarce "allowing resources from the last of the season's weed seeds and cereals to be diverted from reproduction to fat" (Taylor and Green 1976). Secondly, during the second year of their study, reproduction began before seeds or cereals were detected in the diet. Thirdly, no relationship was observed between diet and reproduction in central Kenya (see Results) and breeding began a few days after the onset of the rains and long before seeds were available. To further

Table 7

Results of analysis of stomach contents of 164 animals collected from the Rojewero Plains

% plant material in stomach	Number of animals observed												Total	
	July	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	n	%
> 90	1	4	3	–	9	1	2	1	1	14	5	12	53	32
80–89	–	1	2	–	–	2	–	5	–	5	1	6	22	13
70–79	–	–	–	–	3	3	–	2	–	1	1	3	13	8
60–69	1	1	1	1	1	3	–	–	2	5	2	2	19	12
50–59	1	–	–	–	–	–	2	1	1	2	2	1	10	6
40–49	–	2	–	1	2	1	1	1	1	1	1	1	12	7
30–39	–	1	–	1	–	2	2	1	–	1	1	1	10	6
20–29	–	2	–	1	2	–	1	2	2	–	–	–	10	6
10–19	1	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	3	2
< 10	1	–	–	–	2	–	–	1	2	3	3	–	12	7
seeds plentiful	x	x	–	–	–	–	x	x	–	–	–	x		

Table 8

Comparison of life-history parameters in five populations of *Arvicanthis*

Character	W. Uganda Mweya Trait	Value	W. Uganda Crater Trait	Value	Ethiopia (Müller 1977) Trait	Value	W. Kenya (Taylor and Green 1976) Trait	Value	Central Kenya Rojewero Trait	Value
Body size	Large	3	Intermediate	2	Large	3	Intermediate	2	Small	1
Mean litter size	Intermediate	3	Smallest	4	Intermediate	3	Highest	1	High	2
Reproductive rate	Intermediate	3	Intermediate	3	Low	4	High	2	Highest	1
Potential production or growth rate	Intermediate	3	Intermediate	3	Low	4	High	2	Highest	1
Age 1st reproduction	Old	2	Old	2	Old	2	Young	1	Young	1
Total ranking score		14		14		16		8		6
Environmental variability or stress	Low	3	Low	3	Intermediate	2	High	1	High	1

Characters are crudely ranked on a two to four point scale. Characters given a high value are considered to be less opportunistic (i.e. more K-selected) and characters given a low value are considered more opportunistic (i.e. more r-selected)

understand the relationship between diet and reproduction it is important to follow the seasonal changes in this area. Animals were collected from relatively small areas of uncultivated land separating fields. Towards the end of the rains these areas were surrounded by large areas of cereal crops (mainly maize) which were available for colonization and a source of food. At the end of the rains and beginning the dry season the highly favourable crop habitat was destroyed during the course of a few days by harvesting, and rodents were forced to take refuge in the small uncultivated areas. The cessation of breeding soon after may have been linked to the increased density, due to immigration, relative to the food supply, which would explain why animals stopped breeding before nutritious food became scarce. The density for the remainder of the dry season was probably frequently in excess of the carrying capacity, because TAYLOR and GREEN (1976) mention that the grass cover was reduced by feeding activity. Breeding did not resume until two to three months after the onset of the rains. The delay in reproduction, compared to my observations in central Kenya, may have been due to physiological damage similar to that suggested for a *Microtus* population in California (LIDICKER 1973). The suggestion that the breeding rhythm was a result of a subtle interplay of density and food supply would explain the observed relationship of diet and reproduction, and also why the breeding season could be lengthened by augmenting the food supply.

The various hypotheses to account for the cessation of breeding, and hence the breeding rhythm of *Arvicanthis,* in different localities could be tested by a series of field experiments. The suggestion that increased water stress, due to higher temperatures, inhibited breeding in central Kenya could be tested by a field experiment, similar to that performed by CHRISTIAN (1979b), in which animals were provided with supplementary drinking water in an experimental area. The hypothesis would be supported if breeding was extended in experimental areas compared to control areas. MÜLLER's hypothesis that breeding was inhibited by cold, wet conditions in Ethiopia would be more difficult to test, because if warm sheltered conditions were provided other features of the environment might also be changed. However, if a laboratory population were maintained and fed a normal diet during the rains, breeding should be continuous if cold wet conditions are a key factor. The hypothesis that increased density relative to the food supply inhibited breeding in western Kenya could be tested by reducing and maintaining a low density of small rodents from the middle of the rains until the following rains. The breeding season should be extended if density is an important factor.

Life history strategy

The various populations of *Arvicanthis* differed in life history characteristics such as body size, mean litter size, reproductive rates etc. (see results) and so it is of interest to see how the data relate to current ideas about life history tactics (see STEARNS 1976, 1977; SOUTHWOOD 1976; HORN 1978).

Life history characteristics were crudely ranked on a two to four point scale (Table 8) with the highest values being assigned to those considered to be more K-selected, and the lowest values to those considered to be more r-selected. I recognize the crudeness and limitations of this classification, but similar classifications by TAMARIN (1978) and CRISTIAN (1979) have helped our understanding of the adaptive significance of differences in life history characteristics between species. It has been suggested that it may be difficult to compare strategies of different populations or species when there are seasonal changes in strategy (NICHOLS et al. 1976). However, seasonal changes in litter size and reproductive rates posed few problems when they were ranked, because the differences were large and the seasonal changes, where known, were similar. The amplitude of the seasonal changes did vary, and this aspect of life history strategy warrants further investigation. The ranking of environmental variability, or stress, was difficult and rather subjective. The environment

was considered to be most variable in the two localities in Kenya. In central Kenya the rainy periods were of short duration (approximately 3 months each year) and the long dry periods were hot; and in western Kenya, although the rains were of long duration (approximately 8 months), the food supply and population distribution were severely disrupted by agriculture. The environment was considered to be of intermediate variability in Ethiopia, because although the rains were relatively short (3 to 4 months), there were ground frosts throughout the year (DUNBAR 1978) and so the dry season was not as extreme as that at lower altitudes. The least variable environment in terms of climate was clearly in western Uganda, but there was also a probability of fire in both study areas (DELANY 1964; NEAL 1970) so that it may have been more stressful than indicated.

There was a fairly high correlation between the relative ranks of the various life history parameters (Table 8), and the results were generally in accord with conventional ideas on r- and K-selection. In particular, the trend in body size supports the theory of r- and K-selection, rather than the suggestion of BOYCE (1979) that body size increases in more seasonal environments. The different populations could be divided into two main groups. Those in western Uganda and Ethiopia were relatively more K-selected than the Kenyan populations and were associated with less variable environments (Table 8). Thus, as the environment becomes more stressful, *Arvicanthis* responds by diverting more energy into production with a corresponding decrease in average life span and increase in turnover rate.

Acknowledgements

Im am indebted to Prof. M. J. DELANY for initiating and encouraging my interest in african rodents. The field work in western Uganda was carried out at the former Nuffield Unit of Tropical Animal Ecology (now the Uganda Institute of Ecology) in the Ruwenzori National Park. I am grateful to the Director of the Unit, Dr. R. M. LAWS, for his guidance, and to the Trustees of the Uganda National Parks for permission to collect animals. Mr. JACKSON OGIKI helped considerably with the field work. I wish to thank the National Environmental Research Council and the University of Southampton for financial support.

The field work in Kenya was carried out during a sabbatical leave from the University of Saskatchewan. I wish to thank the former Director and Trustees of the Kenya National Parks (now a sub-department in the Ministry of Tourism and Wildlife of Kenya) for permission to study in Meru National Park, and the staff of Meru National Park for their help and cooperation. I am particularly grateful to the Warden, Mr. P. JENKINS, for providing excellent facilities and help for the field and initial laboratory work; to the Park Rangers, JOSEPH NAMERIO and THOMAS NTOBURI, for their help with the field work; and to my wife for help with the field and initial laboratory work.

Zusammenfassung

Die Fortpflanzungsbiologie der Kusu-Grasratte, Arvicanthis, in Ostafrika

In zwei Gebieten in West-Uganda und einem in Zentral-Kenia wurden über das ganze Jahr verteilt insgesamt 749 *Arvicanthis* gesammelt, um ihre Fortpflanzungsbiologie unter verschiedenen Umweltbedingungen zu vergleichen.

In West-Uganda pflanzten sich die Grasratten zu allen Jahreszeiten fort, doch war die Vermehrungsrate hier während der Regenzeit höher als während der Trockenperioden. In Zentral-Kenia setzte die Fortpflanzungstätigkeit gegen Ende der Trockenzeit, als die Temperatur am höchsten war, ganz aus und begann erneut einige Tage nach dem Einsetzen der Regenzeit. Zwischen der Art der aufgenommenen Nahrung (nach Analysen von Mageninhalten) und der Fortpflanzungsintensität wurde kein Zusammenhang gefunden. Vielleicht wird die Fortpflanzung durch steigenden Wassermangel gehemmt. Daß dies nicht überall so ist, zeigen die unterschiedlichen Beziehungen zwischen Niederschlägen und Fortpflanzungszeiten in verschiedenen Regionen Afrikas.

Beim Vergleich von fünf Untersuchungsgebieten zeigte sich: Je veränderlicher die Umweltbedingungen sind, um so höher sind die Wurfstärken und Fortpflanzungsraten und um so geringer das Alter bei Erreichen der Geschlechtsreife und die Körpergröße. Dies steht in Einklang mit der Theorie der r- und K-Selektion.

References

AMENT, J. G. (1975): The vascular plants of Meru National Park, Kenya. J. E. Afr. Nat. Hist. Soc. **154**, 1–33.

Beatley, J. C. (1969): Dependence of desert rodents on winter annuals and precipitation. Ecology **50**, 721–724.
— (1976): Rainfall and fluctuating plant populations in relation to distributions and numbers of desert rodents in southern Nevada. Oecologia **24**, 21–42.
Boyce, M. S. (1979): Seasonality of patterns of natural selection for life histories. Amer. Nat. **114**, 569–583.
Butynski, T. M. (1979): Reproductive ecology of the Springhass *Pedetes capensis* in Botswana. J. Zool. (Lond.) **189**, 221–232.
Christian, D. P. (1979a): Physiological correlates of demographic patterns in three sympatric Namib desert rodents. Physiol. Zool. **52**, 329–340.
— (1979b): Comparative demography of three Namib desert rodents: responses to the provision of supplementary water. J. Mammalogy **60**, 679–690.
Davis, D. H. S. (1963): Wild rodents as laboratory animals and their contribution to medical research in South Africa. S. Afr. J. med. Sci. **28**, 53–69.
Delany, M. J. (1964): An ecological study of the small mammals in the Queen Elizabeth Park, Uganda. Revue Zool. Bot. afr. **70**, 129–147.
— (1972): The ecology of small rodents in tropical Africa. Mammal Review **2**, 1–42.
— (1975): The rodents of Uganda. London: Brit. Mus. Natural Hist.
Delany, M. J.; Happold, D. C. D. (1979): Ecology of African mammals. London: Longman.
Delany, M. J.; Neal, B. R. (1969): Breeding seasons in rodents in Uganda. J. Soc. Reprod. Fert. (Suppl.) **6**, 229–235.
Dunbar, R. I. M. (1978): Competition and niche separation in a high altitude herbivore community in Ethiopia. E. Afr. Wildl. J. **16**, 183–199.
— (1980): Demographic and life history variables of a population of Gelada Baboons *(Theropithecus gelada)* J. Anim. Ecol. **49**, 485–506.
Field, A. C. (1975): Seasonal changes in reproduction, diet and body composition of two equatorial rodents. E. Afr. Wildl. J. **13**, 221–235.
Happold, D. C. D. (1966): Breeding periods of rodents in the Northern Sudan. Revue Zool. Bot. afr. **74**, 257–263.
— (1975): The ecology of rodents in the Northern Sudan. In: Rodents in desert environments. Ed. by I. Prakash; P. K. Ghosh. The Hague: Dr. W. Junk.
Heisch, R. B.; Grainger, W. E.; D'Souza, A. M. (1953): Results of a plague investigation in Kenya. Trans. Roy. Soc. trop. Med. Hyg. **47**, 503–521.
Horn, H. S. (1978): Optimal tactics of reproduction and life-history. In: Behavioral ecology: an evolutionary approach. Ed. by J. R. Krebs; N. B. Davies. Oxford: Blackwell.
Kingdon, J. (1974): East African Mammals: An Atlas of Evolution in Africa. Vol. II, part B: Hares and Rodents. London: Academic Press.
Layne, J. N. (1968): Ontogeny. In: Biology of *Peromyscus* (Rodentia) Special Publication No. 2: The American Society of Mammalogists. Ed. by J. A. King.
Lidicker, W. Z. (1973): Regulation of numbers in an island population of the california Vole, a problem in community dynamics. Ecol. Monogr. **43**, 271–302.
McCallum, D.; Hanna, L. W. (1969): Climate. In: Atlas of Uganda. Entebbe: Dept. of Lands and Surveys.
Matthey, R. (1959): Formules chromosomiques de Muridae et de Spalacidae. La question du polymorphisme chromosomique chez les Mammifères. Rev. Suisse Zool. **66**, 175–209.
— (1965): Etudes de cytogenetique sur des Murinae africains appartenant aux genres *Arvicanthis, Praomys, Acomys*, et *Mastomys* (Rodentia). Mammalia **29**, 228–249.
Misonne, X. (1959): Order Rodentia, main text. In: The mammals of Africa: an identification manual. Ed. by J. Meester; H. W. Setzer. Washington: Smithsonian Institution.
Misonne, X.; Verschuren, J. (1966): Les rongeurs et Lagomorphes de la région du Parc National du Serengeti (Tanzanie). Mammalia **30**, 517–537.
Morth, H. T. (1970): Rainfall and temperature. In: National Atlas of Kenya. Nairobi: Kenya Govt. Press.
Müller, J. P. (1977): Populationsökologie von *Arvicanthis abyssinicus* in der Grassteppe des Semien Mountains National Park (Äthiopien). Z. Säugetierkunde **42**, 145–172.
Nandwa, S. M. (1973): Feeding ecology of rodents in Kenya. E. Afr. Wildl. J. **11**, 407–408.
Neal, B. R. (1968): The ecology of small rodents in the grassland community the Queen Elizabeth National Park, Uganda. Ph. D. thesis, Univ. Southampton.
— (1970): The habitat distribution and activity of a rodent population in Western Uganda, with particular reference to the effects of burning. Revue Zool. Bot. afr. **81**, 29–50.
— (1977a): Reproduction of the multimammate rat, *Praomys (Mastomys) natalensis* (Smith), in Uganda. Z. Säugetierkunde **42**, 221–231.
— (1977b): Reproduction of the punctuated grass-mouse *Lemniscomys striatus* in the Ruwenzori National Park, Uganda (Rodentia, Muridae). Zool. Afr. **12**, 419–428.

Negus, N. C.; Berger, P. J. (1977): Experimental triggering of reproduction in a natural population of *Microtus montanus*. Science **196**, 1230–1231.
Negus, N. C.; Pinter, A. J. (1966): Reproductive responses of *Microtus montanus* to plants and plant extracts in the diet. J. Mammalogy **47**, 596–601.
Nichols, J. D.; Conley, W.; Batt, B.; Tipton, A. R. (1976): Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of r- and K-selection. Amer. Nat. **110**, 995–1005.
Petter, F.; Quilici, M.; Ranque, Ph.; Camerlynck, P. (1969): Croisement d'*Arvicanthis niloticus* (Rongeurs, Muridés) du Sénégal et d'Ethiopie. Mammalia **33**, 540–541.
Quilici, M.; Ranque, Ph.; Camerlynck, P. (1969): Elevage au laboratoire d'*Arvicanthis niloticus* (Desmarest, 1822). Mammalia **33**, 345–347.
Reichman, O. J.; Graaf, K. M. van de (1975): Association between ingestion of green vegetation and desert rodent reproduction. J. Mammalogy **56**, 503–506.
Rosevear, D. R. (1969): The Rodents of West Africa. London: Brit. Mus. Natural Hist.
Snel, G. D.; Stevens, L. C. (1966): Early embryology. In: Green, E. L. (Ed.) The Biology of the laboratory mouse. New York: McGraw-Hill.
Sokal, R. R.; Rohlf, F. S. (1969): Biometry. San Francisco: W. H. Freeman & Co.
Southwood, T. R. E. (1976): Bionomic strategies and population parameters. In: Theoretical Ecology: Principles and Applications. Ed. by R. M. May. Oxford: Blackwell.
Stearns, S. C. (1976): Life history tactics: a review of the ideas. Q. Rev. Biol. **51**, 3–47.
— (1977): The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst. **8**, 145–171.
Tamarin, R. H. (1978): Dispersal, population regulation and K-selection in field mice. Amer. Nat. **112**, 545–555.
Taylor, K. D.; Green, M. G. (1976): The influence of rainfall on diet and reproduction in four African rodent species. J. Zool. (Lond.) **180**, 367–389.
Watson, J. M. (1950): The wild mammals of Teso and Karamoja. IV. Rodentia. Uganda J. **14**, 53–84.
Weinbren, M. P.; Mason, P. J. (1957): Rift valley fever in a wild field rat *Arvicanthis abyssinicus*. A possible natural host. S. Afr. med. J. **31**, 427–430.

Author's address: Prof. Dr. B. R. Neal, Department of Biology, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canada S7N OWO

Subspecies and clines in the Springbok *(Antidorcas)*

Notes on Gazelles, 2

By C. P. Groves

Australian National University

Receipt of Ms. 28. 10. 1980

Abstract

Studied the nature of geographic variation in the Springbok. There is only one species, *Antidorcas marsupialis* Zimmermann, 1780, but three subspecies can be sharply demarcated, despite the presence of wellmarked clines within at least two of them.

Introduction

Though not generally classed under the heading of "gazelle", the Springbok ist clearly one of a cluster of antelopes springing from that general stock. It seems probable that the currently accepted classification simply separates out a few distinctive types as genera – *Antidorcas, Procapra, Litocranius,* perhaps even *Antilope* – while the mass of more

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4603-0189 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 189–197

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

primitive forms is retained in *Gazella*. But the phylogeny of the recognized species has not been worked out, and until this is done there is little option but to continue to use the somewhat unbalanced scheme as at present. The genus *Antidorcas* certainly has considerable time depth, including as it does the fossil species formerly placed in a separate genus, *Phenacotragus* (Gentry, 1978).

The described taxa of living *Antidorcas* are only four in number. The genotype, *A. marsupialis* Zimmermann, 1780 (synonym *A. euchore* Forster, 1790) has as its type locality the Cape of Good Hope, where it is apparently now extinct. Lydekker (1914) described a subspecies *A. m. centralis* on the basis of headskin from further northeast (Deelfontein, Cape Province) with the forehead fawn in colour instead of white as in supposed topotypes. Blaine (1922) described a new species, *A. angolensis*, from Elephant Bay, Angola. The distinguishing characters were: larger size, with longer narrower head and axis of horns in line with frontal plane; in males, horns not so stout at base and, viewed laterally, less sinuous; in females, horns long and clearly annulated, resembling males' horns in shape; ears very large; colour brighter; the forehead always fawn, this colour being edged below with a brown border. In 1926 Thomas assigned a subspecies to Blaine's species: *A. angolensis hofmeyri* from Berseba, Southwest Africa. This would differ from the Angola form by its lighter colour with the lateral bands less dark, and no brown edging to the tawny forehead area; the horns are even longer. In some of these characters, *hofmeyri* approaches the more southerly forms, casting doubt on the species status of *angolensis*.

Material and methods

The material available for the present study was as follows: British Museum (Natural History), 27 skins, 40 skulls; Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, 4 skins, 8 skulls; Zoologisches Museum, Berlin, 3 skulls; Powell-Cotton Museum, Birchington, Kent, 2 skins, 8 skulls. There is thus a considerable excess of skulls over skins; and, when divided up by sex and locality, none of the samples is very large although some are not too bad and a good general view of geographic variation in the species is quite clear.

The available material was sorted into geographical samples, without prejudice as to subspecific allocation. Coverage of the species' distribution is incomplete, and some of the samples are small, but some interesting results emerged.

Results

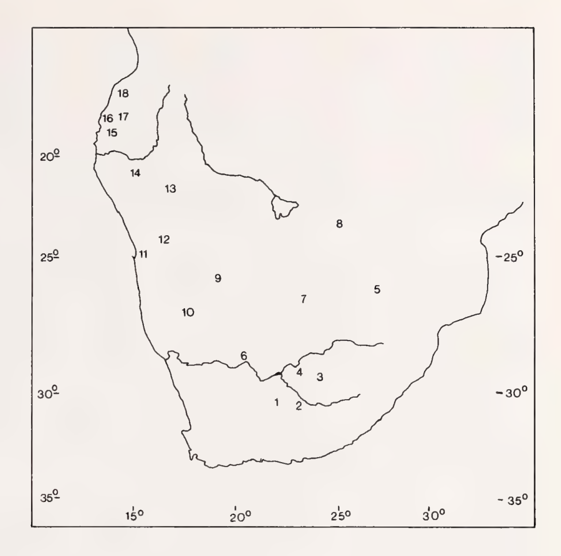
Skins

Skins from Angola (including the type of *angolensis*) are fairly dark, brown-tawny; the lateral band is nearly black, the pygal band very dark brown. The face-stripes are thick and dark rich brown, and go two-thirds of the way to the muzzle. The forehead is medium brown, bordered anteriorly by a dark brown edging which forms a sharp transition to the white of the face. There are four skins in the British Museum and nine in the Powell-Cotton Museum; Plate XII of Hill and Carter (1941) agrees with them exactly.

Seven skins from the Kaokoveld (northern Namibia) are lighter, more fawnish; the lateral band may be nearly black but is usually dark brown; the pygal band is much lighter (medium brown) and thinner; the face-stripes are rather thinner, and usually less dark. The forehead is again brown, but there is no trace of a dark anterior border so that there is a less abrupt change to the white of the face. A skin from Etosha Pan, not far to the south, fits into this series; so does the type of *hofmeyri*, Berseba (considerably further south).

Nine skins from Botswana (Metsematluku, Chwai Saltpan and Maritsami, all in the southeast towards the Transvaal border) average slightly paler than the Namibian skins, and the pygal band is still more poorly developed; the forehead is often pale fawn. The nose-line may be present, as in the previous two series, or obsolescent, or absent altogether

Localities of museum specimens of *Antidorcas marsupialis. A. m. marsupialis:* 1 = Richmond; Deelfontein; 2 = Middelburg; 3 = Mahemfontein; Krugersdrift, by Bloemfontein; Dreifontein; 4 = Kimberley and Lombard. – *A. m. hofmeyri:* 5 = Sandfontein; 6 = Upington; 7 = Matsematluku; Maritsani River; Chwai Salt Pan; 8 = N'Kata; 9 = Rietquelle, by Aminuis; 10 = Berseba; 11 = Swakopmund; 12 = Karibib; 13 = Etosha Pan; 14 = Qoabendus and Otavi, Kaokoveld. – *A. m. angolensis:* 15 = Pico Azevedo, 70 km. S. E. of Mossamedes; 16 = Elephant Bay; 17 = Mossamedes Railway, 49 to 96 km; 18 = Equimina



leaving the nose white. In general these skins resemble the Namibian ones closely but may tend towards the following two series.

Three head-skins from Dreifontein, Orange Free State, are perhaps less pale overall than Botswana, and the face-stripes are very thin. The forehead is white in one of the specimens but pale fawn in the other two in which, however, this colour does not extend in front of eye level unlike the previous series.

Finally a single skin and a head-skin (type of *centralis*), in the British Museum, and four skins in Leiden, all from Cape Province, are less pale – a rich chestnut-brown – with a strong deep brown flank-stripe und well-marked dark pygal stripe; the face-stripes are dark; the forehead is brown or fawn in all, but as in the Orange sample this colour does not extend in front of the eyes and is not, of course, sharply bordered anteriorly; the nose is white in the three females, but with a brown smudge in three males. ROBERTS (1951) says, speaking apparently of Cape Province specimens, that the presence of brown on the forehead is variable.

We thus have a pale desertic type of skin in the centre of the range of the species (Namibia and Botswana), and a more strongly marked type in more mesic country to the northwest and south: these two types differing from each other in addition.

Skulls and horns

The skull and horn measurements are set out in Table 1. To those measured in museums personally have been added some measurements of numerous skulls from the Kimberley and Lombard regions given by RAUTENBACH (1971), and one from Karibib in Namibia by ROBERTS (1951). Botswana localities include N'Kate, well to the north of the area from which the skins come, but skulls from the two areas show no differences. RAUTENBACH states (1971: 103) that "the skulls from the Kimberley area were on the average slightly larger . . . than those . . . from the S. A. Lombard Nature Reserve" but the difference was non-significant; in anycase he gives only the one set of figures, which are thus all that can be used here although the standard deviations might, for this reason, be on the large side. Many more measurements were taken than are given here; significant differences between samples appeared only in those here listed.

As measured by greatest skull length, springbok from Kaokoveld and elsewhere in Namibia are the largest, followed by those from Transvaal, Botswana and Angola, then

Table 1

Skull measurements of *Antidorcas* samples

All measurements given in the article are in millimeters (see also GROVES 1969); C.P. means Cape Province, O.F.S. Orange Free State

		Horn length			Horn span			Horn base breadth			Horn antero-posterior			Skull length			Preorbital length		
♂	C.P	261.1	16.78	9	203.3	16.96	9	74.4	2.07	9	38.8	2.05	9	229.4	1.67	5	127.0	2.12	5
	O.F.S.	229.0	–	1	197.0	–	1	70.5	–	2	219.0	1.73	2	219.0	1.73	3	120.0	–	2
	Kimberley	288.0	29.40	63	–	–	–	–	–	–	–	–	–	223.0	6.90	65	–	–	–
	Botswana	267.0	14.99	4	194.3	4.16	4	75.5	1.91	4	41.0	1.63	4	241.7	6.66	3	133.0	4.97	4
	Berseba	299.7	27.93	3	238.7	10.07	3	79.7	2.08	3	40.7	2.89	3	239.0	(230, 248)	2	130.0	–	2
	Karibib	272.0	–	1	–	–	–	–	–	–	42.0	–	1	247.0	–	1	–	–	–
	Swakopmund	294.0	–	1	191.0	–	1	83.0	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Kaokoveld	263.0	–	1	180.0	–	1	77.0	–	1	41.0	–	1	258.0	–	1	142.0	–	1
	Angola	262.5	15.64	10	201.4	9.88	11	75.9	2.47	11	36.0	2.81	11	242.4	8.27	11	135.2	4.34	10
♀	C.P	163.3	21.53	6	120.0	23.00	6	56.4	2.70	7	16.6	1.72	6	219.5	5.20	4	122.0	3.16	4
	O.F.S.	164.0	17.69	3	110.3	24.70	3	57.7	4.04	3	16.7	0.58	3	217.7	2.08	3	119.0	3.61	3
	Kimberley	180.0	24.30	34	–	–	–	–	–	–	–	–	–	215.0	7.50	34	–	–	–
	Transvaal	187.0	–	1	113.0	–	1	57.0	–	1	20.0	–	1	234.0	–	1	132.0	–	1
	Botswana	228.0	23.35	5	155.2	23.78	5	61.4	2.51	5	21.0	1.70	5	228.0	6.06	4	125.0	3.74	4
	Aminuis	167.0	–	1	95.0	–	1	63.0	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Swakopmund	229.0	–	1	157.0	–	1	61.0	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Kaokoveld	203.0	–	1	159.0	–	2	65.0	–	2	22.5	–	2	236.0	–	1	131.0	–	1
	Angola	227.3	5.03	3	138.7	12.66	3	62.7	1.15	3	23.0	1.00	3	224.3	3.86	4	124.3	2.08	3

Cape Province, Kimberley and finally those from the Orange Free State. Relative to males, females are slightly larger in the south; mean skull length of females is 95.7 % of males for Cape Province and 96.4 % for Kimberley, compared to 94.3 % for Botswana and 92.5 % for Angola. The skull length differences are more dependent on the elongation of the preorbital region, which differs significantly between samples, than on that of the postorbital region. The breadth measurements (not given here) varied in the same direction as the length measurements but to a smaller degree; so that BLAINE's (1922) statement that the Angola race has a narrower skull is not substantiated.

Horns, in males, are longest in Berseba and Swakopmund but also very long in the Kimberley sample. The single male from the Orange Free State has extremely short horns. The females tell a different story: horns are very long in the Angola, Namibia and Botswana samples (a single specimen from Aminuis excepted), but short in the Cape and Orange samples with Kimberley and Transvaal being intermediate. These differences are reflected in the basal breadth (across both horns) and the anteroposterior basal diameter of a single horn: exactly as BLAINE and THOMAS stated, *angolensis* and even more *hofmeyri* have horns which are nearly as massive in females as in males, whereas in the southern forms they are thin and weak. In the northern forms, the females' horns are clearly annulated, which they never are to any noticeable extent in the southern forms. Table 2c shows how, in both length and anteroposterior diameter, the horns of females behave with respect to those of males in the various samples.

The last metrical character showing significant variation is horn span. The horns spread

Table 2

Skull characters in *Antidorcas* skull samples

a. Premaxilla type in Springbok skulls

	Type a	b	c	d
Cape Province	1	2	8	
Orange Free State		2	2	1
Botswana		1	6	1
Berseba		1		1
Karibib	1			
Kaokoveld	1		1	
Angola		8	5	

b. Presence of p^2

	present	alveolus	absent
Cape Province	5	3	2
Orange Free State	2	2	
Transvaal	1		
Botwana		1.5	7.5
Berseba		1	1
Kaokoveld	1	1	1
Angola	2	1	3

c. Horn characters

	Horn rings, male:			Female as % of male:		Tip-to-tip	
	Mode	Range	n	Horn length	Horn a-p	as %	of span
Cape Province	18	14–20	9	62.5	42.8	50.6	77.4
Orange Free State	18	–	1	71.6	48.4	48.2	65.9
Kimberley	17	10–25	63	62.5	–	–	–
Botswana	(20)	16–25	4	85.4	41.2	58.9	74.4
Berseba	–	19–20	2	–	–	47.6	–
Swakopmund	(22)	–	1	77.9	–	29.3	62.4
Kaokoveld	(18)	–	1	77.2	54.9	36.1	53.1
Angola	16	11–19	10	86.6	63.9	45.5	56.0

more in Berseba than in any other sample as far as males are concerned (Table 1); in females it is the Namibia and Botswana samples that spread most widely. From Table 2c (Tip-to-tip as percent of span), it can be seen that the tips are hooked in rather more in Kaokoveld and Angola, in both sexes, than in any other population.

The number of annulations on the male's horns is greatest in the desert forms (Table 1) as one might expect from their very long horns. Combining all the desertic samples together gives a mode of 19 rings, with a range of 16-22, for 7 specimens: on average a greater number than for other samples. The male horn length for Angola is the same as that for Cape Province, but the modal number of rings is two less.

In the Angola sample, a point contact of premaxilla with nasal (Type b in Table 2a) is most frequent; in all others, a greater degree of contact (Type c) is commonest. No contact (Type a) and premaxilla-nasal-contact greater than maxilla-nasal (Type d) occur sporadically.

The absence of the anterior upper premolar (P^2) is often cited as a difference between *Antidorcas* and *Gazella*. This is not the case (Table 2b) though the absence of the lower one is. It was noted when the premolar was present; when it was absent but the presence of an alveolus revealed its former presence; and when it was absent and there was no trace of any alveolus. It may be that some individuals never develop this tooth; but the usual state of affairs seems to be that it erupts but is shed during adult life. (Unfortunately RAUTENBACH [1971] has nothing to say on this matter, as his dental study was concerned exclusively with the mandibular set). As the approximate age range in each sample was comparable – almost no excessively aged animals, and juveniles were excluded for the analysis – the differences shown in Table 2b would mean that P^2 is shed much earlier in the Botswana sample than in the others. The ".5" values in the table refer to a skull in which an alveolus was detectable on one side but not on the other.

Simple inspection of the skulls shows another character, noted by BLAINE (1922), to be valid, at least on average: the frontal profile is straighter in the Angolan and desertic forms, as the horns lie back more in line with the frontal plane in most cases.

Discussion

The skull and horn measurement differences were tested for their significance (Coefficient of Difference, i. e. difference between means divided by sum of standard deviations, should be greater than 1.27 for a "90 % joint non-overlap" as required for conventional subspecific differentiation). Between Cape Province and Orange Free State samples, this function amounts to 3.06 in Skull Length; but as the standard deviations of both seem to be far too small, and the Kimberley sample falls between the two with a standard deviation that includes them both, this finding is rejected. As there are no other differences between the three samples – there are differences on average, but nothing approaching absolute – they may be placed in one subspecies.

The various desert samples, from Botswana and Namibia, are all much too small for any significant differences between them to emerge, although the size differences are quite large and there could well be a cline in increasing size from Botswana via southern Namibia to Kaokoveld; the Botswana sample also has smaller horns than the others. But the skins are virtually identical, and such characteristics as the high frequency of absence of P^1 and the numerous horn rings unite them all. Together they may be taken to form a second subspecies.

The Angola skulls differ at above the 1.27 C.D. level from Cape Province in male skull length and preorbital length, and in female horn length and basal disameters. The same measurements, except for horn basal breadth of females, differentiate Angola from Orange Free State; and, in the measurements available, from Kimberley. The Angola race therefore

forms a subspecies distinct on its measurements, as well as skin characters, from that of the Cape and Orange. As far as the desert race is concerned, there is much in common between it and the Angolan form, notably the large horns of the female, but there is a sharp break in other characters: the absence of the brown forehead margin appears quite suddenly in Angola, and the nearest Namibian population, from Kaokoveld, is in its extremely large size the least like the Angolan form.

Between the desert race and the southern form there seems equally to be a break; in skin characters, in size, and in female horn size. A female frontlet and horns from Upington, Orange River (B.M. 23.5.9.178), shows the full robusticity of the desert race; the sample from Kimberley, not too far from Upington, as far as its skull and horn characters go shows no approach to the desert race. Only the single female skull from Transvaal (Sandfontein) does so – large like the desert from, but short-horned though the anteroposterior basal diameter is large. The Sandfontein skull may perhaps represent an intergrade though it is certainly nearer the desert race; but the female frontlet from Aminuis, well within the range of the desert race, is another with short horns, duplicating the only *marsupialis*-like feature of the Sandfontein skull for which, unfortunately, no skin is preserved.

Roberts (1951) and Shortridge (1935) list external measurements; a few are recorded also for some of the museum specimens studied here. As Blaine (1922) noted, the ears of the Angola (and desertic) springbok are larger than those from the Cape. While Head and Body Length measurements encompass much the same range, Ear length is 133-147 in the Cape, 154 to 185 in N'Kate (Botswana), 170-185 in Berseba, 183-198 in Kaokoveld, and 174-190 in Angola (both sexes). Interestingly, shoulder height also varies: Cape 762-765, N'Kate 770-820, Berseba 810-860, and Kaokoveld 860-870; this suggests that the more northerly forms (at least from the desert areas) may be clinally longer-legged, or perhaps – remembering the different skull sizes – it would be better to describe them as "shorter-bodied".

The three subspecies classification of Springbok is therefore supported:

1. *A. m. marsupialis* Zimmermann, 1780: Cape Province, Orange Free State, southernmost Transvaal (Lombard). Synonyms *euchore, centralis.*
2. *A. m. hofmeyri* Thomas, 1926: N. Transvaal (Sandfontein), N. Cape Province (Upington), Botswana, Namibia (desert form).
3. *A. m. angolensis* Blaine, 1922: Angola, north to latitude of Benguela.

Conclusion

The Springbok demonstrates two modes of geographic variation: subspecies and clines. The three recognized subspecies are at once distinguishable on their external characters; there is a sharp break between them, as well, in size (as measured by skull length), and between *hofmeyri* and *marsupialis* in the horn length of the female. But when the subspecies have been elucidated there remains more to say about geographic variation.

Though the material is very scanty, a size cline runs through *A. m. hofmeyri* from south to north: Botswana/Berseba via Karibib to Kaokoveld in males; though no female skulls are available for Berseba or Karibib, the one from Kaokoveld is much larger than the mean, and even 2 mm larger than the maximum, for Botswana so implying the existence of the same relative size relationship. The horn-tips in both sexes turn progressively more inwards, and the basal diameter of the horns in the female increases, along the same cline. The smaller members of the cline abut on the range of the small *A. m. marsupialis*, but at least in males there is no overlap in skull size, while a cline within the nominate race itself runs in the opposite direction to that which would be expected in theory: it is the small end

of the cline (Kimberley and Orange Free State) that is geographically nearer to the large *A. m. hofmeyri.*

At the north western end of the range of *A. m. hofmeyri* occur the largest members of that subspecies; there is then a sharp break – presumeably, across the Cunene River – to *A. m. angolensis,* which in size resembles the small southern *hofmeyri,* and in external characters is quite different from all other races. The cline can therefore hardly even be described as "stepped": rather, it ends at the end of the range of *A. m. hofmeyri,* and starts afresh across the subspecies border in *A. m. marsupialis.*

What environmental variables control the size and horn clines can only be a matter for speculation at the moment. In the case of the difference between subspecies, it is evident that the colouration at least corresponds to aridity. The subspecies boundaries seem to be in the vicinity of major rivers: the Cunene in the case of *hofmeyri/angolensis,* and perhaps the lower Orange and Vaal in the case of *hofmeyri/marsupialis* (although one of the recorded nineteenth century migration routes crossed the Orange in the Prieska district (Shortridge 1934): probably of *A. m. hofmeyri,* as the Upington specimen (see above) is of this race); but these boundaries at the same time lie within fairly steep environmental gradients (the upper Orange, at least, has no such effect) so might be expected to interrupt gene-flow sufficiently to enable selection to proceed unchecked. The sharp size differentiation at the subspecies boundaries could itself function as an isolating mechanism. Field studies at the subspecies boundaries, if these boundaries still exist intact, should be of great interest as indicating not only whether the great rivers are crossed (the "trekbokken" of the western Cape certainly crossed the lower Orange) but whether there is any reduction of interbreeding in these zones, i. e. whether speciation is in progress.

This is, of course, a major reason why subspecies cannot merely be taken for granted; any revision of a species should start anew and try to discover whether subspecies exist at all, or whether the whole geographic variation can be ascribed to clines, or whether indeed – as in the present case – both modes of variation exist. It is also the reason why available samples must be broken down into the smallest viable units, and remain so broken: to lump, for example, all the Namibian and Botswanan samples into one series and calculate statistical parameters for "*hofmeyri*" would be to create an abstraction, to invent a population; and, in any case, to lose much of the significant information inherent in the geographic variation of the subspecies and the species as a whole.

Acknowledgements

Many thanks are due to the curators of the collections in which specimens were studied: Mr. Ian Bishop and Ms. Jean Ingles, Mammal section, British Museum (Natural History); Mr. L. Barton, Powell-Cotton Museum, Birchington, Kent; Dr. C. Smeenk, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden; Dr. H. Hackethal, Zoologisches Museum, Berlin.

Zusammenfassung

Unterarten beim Springbock (Antidorcas)

Auf Grund morphologischer Kennzeichen (Schädel, Fell) sind drei Unterarten von *Antidorcas* gut zu charakterisieren: *Antidorcas marsupialis marsupialis* Zimmermann, 1780; *A. m. hofmeyri* Thomas, 1926 und *A. m. angolensis* Blaine, 1922. Obwohl jede Unterart von den anderen deutlich abgrenzbar ist, zeigen die beiden erstgenannten einige Variationen. An den Grenzen ihrer Verbreitung treten bei diesen Subspecies in stärkerem Maße Ähnlichkeiten mit den benachbarten Unterarten auf.

Literature

Blaine, G. (1922): On the Zebras and some Antelopes of Angola. Proc. Zool. Soc., London 317–339.

Gentry, A. W. (1978): Bovidae. In: V. J. Maglio, H. B. S. Cooke (eds): Evolution of African Mammals. Harvard 540–572.

Groves, C. P. (1969): On the smaller Gazelles of the genus *Gazella* de Blainville, 1816. Z. Säugetierkunde **34**, 38–60.

Hill, J. E.; Carter, T. D. (1941): The Mammals of Angola, Africa. Bull. American Mus. Nat. Hist. **78**, 1–212.
Lydekker, R. (1914): Catalogue of the Ungulate Mammals in the British Museum (Natural History). Vol. 3. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Trustees.
Rautenbach, I. L. (1971): Ageing criteria in the Springbok, *Antidorcas marsuplialis* (Zimmermann, 1780) (Artiodactyla, Bovidae). Ann. Transv. Mus. **27**, 83–133.
Roberts, A. (1951): The Mammals of South Africa. Johannesburg.
Shortridge, G. C. (1934): The Mammals of South West Africa. London.
Thomas, O. (1926): On mammals from Ovamboland and the Cunene River, obtained during Capt. Shortridge's third Percy Sladen and Kaffrarian Museum Expedition into South-West Africa. Proc. Zool. Soc., London, 285–312.

Author's address: Dr. Colin P. Groves, Dept. of Prehistory and Anthropology. The Australian National University, P.O. Box 4, Canberra, ACT 2600, Australia

BUCHBESPRECHUNGEN

Bond, C.; Siegfried, R.; Johnson, P.: **Antarktika**. Ein Kontinent rückt näher. Hannover: Landbuch Verlag 1980. 180 S., 101 Farbfotos. 68,– DM.

Die Bundesrepublik Deutschland ist seit 1978 Mitglied des Antarktisvertrags von 1959 und hat damit die Verpflichtung übernommen, durch „erhebliche wissenschaftliche Forschungsarbeiten" zur Kenntnis dieses Kontinents beizutragen. Der Aufwand der Bundesrepublik ist beachtlich: im Südsommer 1980/81 ist der Aufbau der deutschen Station auf dem Filchner-Schelfeis an der Weddell-See geplant, ein Polarforschungsinstitut wurde gegründet, ein Polarschiff wird gebaut, Forschungsprogramme werden finanziert. Der Untertitel des vorliegenden Buches ist daher für Deutschland besonders aktuell. Dieser großformatige Bildband, die deutsche Übersetzung einer südafrikanischen Ausgabe, besticht vor allem durch seine eindrucksvollen Farbfotografien von Landschaft und Tieren. An die ungewöhnliche Zusammenstellung sämtlicher Bildunterschriften am Ende des Buches muß sich der Leser erst gewöhnen. Im Text wird zunächst ein Abriß der Entdeckungsgeschichte gegeben, auf die Kontinentalverschiebungstheorie, die Eisentstehung und die dominierenden Umweltfaktoren Wind und Kälte wird eingegangen. Pinguinen, Albatrossen, Walen und Walfang, Robben und Robbenschlag und Krill werden Kapitel gewidmet. Das Schlußkapitel befaßt sich mit der ungewissen Zukunft der Antarktis, vor allem mit dem Antarktisvertrag, der die potentiellen Ressourcen der Antarktis noch bis 1991 vor der offiziellen Ausbeutung bewahrt. Das Buch ist eine gute, populäre Einführung in die Problematik dieses Kontinents. H. E. Drescher, Kiel

Bruemmer, F.: **Sattelrobben**. Traum und Tragik im Nordmeer. Hannover: Landbuch Verlag 1978. 174 S., 104 Fotos, davon 68 farbig. 58,– DM.

Im März jeden Jahres erreicht die von Tierschutzverbänden und der kanadischen Regierung geführte öffentliche Kontroverse über die Jagd auf Sattelrobben vor der Küste Neufundlands ihren Höhepunkt. Für 1980 hatten die Behörden, wie für die beiden Vorjahre, 18 000 Robben zur Jagd freigegeben, drei Viertel davon „White-coats". Die Höhe dieser Quote ist umstritten, und auch kanadische Biologen befürchten, daß sie den Niedergang der Art fortsetzen wird. Im vorliegenden, großformatigen Band wird die 200jährige Geschichte des Sattelrobbenschlagens anschaulich geschildert, und einige Fakten sollen hier erwähnt werden. Die Bestände der Front- und Golfherden bei Neufundland sind in dieser Zeit auf ein Zehntel ihrer ursprünglich angenommenen Größe von 10 Millionen geschrumpft. Insgesamt wurden dort etwa 60 Millionen Sattelrobben getötet, womit es sich um die wohl am intensivsten ausgebeutete große Wildsäugerart handelt. Der Höhepunkt der Verfolgung war 1850 erreicht, als durch die Beteiligung der Walfänger, die im Nordmeer kaum noch Beute machten, die Millionengrenze erschlagener „White-coats" überschritten wurde. Neben der Jagd bildet die Darstellung der Biologie der Sattelrobben ein weiteres Anliegen des Buches. Die Naturgeschichte der kanadischen Populationen wird in populärer Art nach dem derzeitigen Wissen geschildert. Ein Literaturverzeichnis rundet das Buch ab. Wenn man von Druckfehlern und einigen Übersetzungsmängeln absieht, handelt es sich um ein auch für Fachleute empfehlenswertes Buch mit eindrucksvollen Bildern. Allerdings hätte man sich zusätzlich einige andere als nur Robbenbilder gewünscht, die auch andere Aspekte der arktischen Meeresökologie hätten veranschaulichen können.

H. E. Drescher, Kiel

REMMERT, H.: **Ökologie.** Ein Lehrbuch. 2., neubearb. u. erweit. Aufl. Berlin–Heidelberg–New York: Springer-Verlag 1980. 304 S., 189 Abb., 12 Tab. 44,– DM. ISBN 3-540-09681-7

Wenn ein Buch nach nur zwei Jahren neu aufgelegt wird, spricht das für den Widerhall, den es gefunden hat. Hier beruht er sicherlich nicht allein auf der Aktualität des Themas, sondern auch auf der frischen und lebendigen, bisweilen saloppen, mit Fachausdrücken nicht überfrachteten Darstellungsweise. Die neue Auflage ist um 33 S. und 31 Abb. erweitert worden. Neu sind Abschnitte über den Artgenossen als ökologischen Faktor, ökologische Neurobiologie, die Koevolution von Fledermäusen und Schmetterlingen, andere Kapitel wie das über den Nakuru-See wurden ergänzt und ins Literaturverzeichnis eine Reihe neuer Zitate eingefügt. Die Beispiele sind breit gestreut, betreffen häufiger auch Säugetiere, etwa den Energiefluß durch Säugetiere, ihre sonstige Rolle in Ökosystemen, in Räuber-Beute- und Konkurrenzbeziehungen oder bei zyklischen Massenvermehrungen.

Manches ist als Hypothese formuliert oder überspitzt dargestellt und fordert, sicherlich oft gewollt, zum Widerspruch heraus. So erscheint an den Vorstellungen von KREBS und MYERS über dichtekorrelierte Veränderungen in Wühlmauspopulationen unwahrscheinlich, daß im sedentären Anteil die Mortalitätszunahme und der Rückgang der Fertilität entscheidend genetisch bedingt seien. Hier scheint das in Mode gekommene „r-K-Kontinuum" der Überlebensstrategien fehl am Platze. Anderes wünscht man sich in einer hoffentlich bald wieder fälligen weiteren Auflage verbessert wie die vielfach schlechten oder falschen Beispiele über stellenäquivalente Säuger- und Vogelarten verschiedener Kontinente der Abb. 1: Nah verwandte Arten (z. B. Hase und Eselhase) sind triviale Beispiele, andere (z. B. Kojote, Manul und Löwe) allenfalls in weitestem Sinn äquivalent, und zu jeder der Arten gibt es in den anderen Kontinenten in der ökologischen Rolle weit genauer äquivalente Arten. Schließlich kommen in Afrika keine „Backenhörnchen" vor, die „Steppenantilope" heißt besser Saiga, mit „Viscacha" und „Meereschweinchen" sind ganz andere Arten bezeichnet. Auch sonst stößt man nicht ganz selten auf Ungereimtheiten. Doch gemessen an dem reichen und fesselnden Inhalt sind das Kleinigkeiten. Das Buch führt geschickt und unterhaltsam in Stand und Probleme der Ökologie ein und ist damit für einen weiten Leserkreis geeignet. J. NIETHAMMER, Bonn

SCHMIDT-NIELSEN, K.; BOLIS, L.; TAYLOR, C. R. (Eds.): **Comparative Physiologie: Primitive Mammals.** Cambridge: Cambridge University Press 1980. XIV + 338 p., £ 20.00.

Die Lektüre des hier vorzustellenden Buches ist außerordentlich anregend und interessant. Bei dieser sehr empfehlenswerten Publikation handelt es sich um die Sammlung der Vorträge, welche 1978 auf der Vierten Internationalen Konferenz über Vergleichende Physiologie in Crans-sur-Sierre, Schweiz, gehalten wurden. Der Band führt anschaulich vor, in welch unterschiedlichem Sinne die Frage, was „primitiv" im Tierreich bedeuten könne, beantwortet werden kann. Beim Durcharbeiten der Beiträge ergeben sich wenigstens sechs weitere Begriffspaare, welche von den Autoren neben dem Paar „primitiv – fortschrittlich (= primitive – progressive)" gebraucht werden: „phylogenetisch früh – spät", „konservativ (= ursprünglich) – abgeleitet (conservative – derived)", „plesiomorph – apomorph", „niedrig – hoch", „einfach – komplex (= simple – complex)" und „generalisiert – spezialisiert". Viele der Autoren – aber leider nicht alle – sehen die sich aus der Begriffs- und Bedeutungsvielfalt ergebenden Probleme und erörtern in ihrer Einleitung oder Diskussion, in welchem Sinne sie den Begriff „primitive mammal" verstanden wissen wollen.

Prototheria, Metatheria und von den Eutheria vor allem die Insectivora stellen die Hauptuntersuchungsobjekte dar. Ausblicke auf die übrigen Eutheria, einschließlich des Menschen, werden ebenfalls geboten. Ein breites Spektrum verschiedener Teilgebiete der Physiologie wird behandelt, z. T. auch unter Berücksichtigung der damit verbundenen funktionellen Anatomie.

Die ersten drei Artikel beschäftigen sich mit der Biologie sowohl der Morganucodontidae – den phylogenetisch frühesten Säugetieren –, als auch der Biologie rezenter konservativer Säuger. Ferner wird die Zusammensetzung der Milch bei Monotremata, Marsupialia und Insectivora sowie ihre ernährungsphysiologische Bedeutung für das Jungtier behandelt.

In den fünf folgenden Artikeln wird die Physiologie der Verdauung, teilweise unter Berücksichtigung der funktionellen Anatomie des Verdauungstraktes besprochen. Zehn Artikel behandeln sehr interessant und anregend die Temperaturregulation und den Einfluß der Phylogenese, der ökologischen Besonderheiten des Lebensraumes und der Körpergröße auf den Stoffwechsel. In den folgenden sechs Arbeiten wird die Mechanik und Energetik der Lokomotion sowie der Einfluß der Stammesgeschichte und der ultrastrukturellen Beschaffenheit der Muskulatur auf die Fortbewegung beschrieben und diskutiert. Die letzten sieben Arbeiten des Bandes behandeln endokrinologische Fragen. Es wird hier deutlich, daß die Physiologie endokriner Systeme noch nicht in der Lage ist, Aussagen über phylogenetische Abläufe zu untermauern, sondern vielmehr allgemein für Säuger geltende physiologische Prinzipien herausarbeitet.

Es ist festzustellen, daß bisher durch Benutzung des wenig präzisen Begriffes „primitiv" die notwendige Diskussion erschwert wurde. Die Vielfalt der in dem vorliegenden Band gebotenen physiologischen Daten zeigt, daß Differenzierungen, Spezialisierungen und die Entwicklung alternativer funktioneller Strategien charakteristisch für das Leben allgemein und damit auch für die „primitiven" Säugetiere sind.

Durch einen Index von fast 15 Seiten wird diese bemerkenswerte Veröffentlichung zu einem vielfältig verwendbaren Handbuch. Ihm ist weite Verbreitung zu wünschen! P. LANGER, Gießen

CURRY-LINDAHL, K.: **Der Berglemming**. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen-Verlag 1980. 140 S., 38 Abb. M 12,70. ISSN 0138-1423

Die „Wanderzüge" der Berglemminge haben seit jeher nicht nur das Interesse der Öffentlichkeit gefunden, sondern auch die Fachwelt in ihren Bann geschlagen. Viel Ungereimtes wurde geschrieben, und manche Legende rankte sich um diese kleinen Nagetiere, die in „normalen" Jahren unbemerkt die Bergheiden und Tundren Fennoskandiens und der Kolahalbinsel bewohnen und erst dann ins Blickfeld rücken, wenn sie zu Massenwanderungen aufbrechen. Den intensiven Forschungen finnischer, schwedischer und norwegischer Fachkollegen im Verlaufe der letzten 20 Jahre ist es zu verdanken, daß heute das Phänomen der Wanderzüge aufgehellt ist, obwohl nach Auffassung des Autors letztlich noch keine Sicherheit darüber besteht, „welche Faktoren den Aufbruch zu einem Wanderzug in großem Umfang auslösen". Es ist das Verdienst von CURRY-LINDAHL, die ins unermeßlich angewachsene Lemming-Literatur gesichtet und die Ergebnisse im vorliegenden Band unter Berücksichtigung zahlreicher eigener Befunde zusammengestellt zu haben. Die Fülle der Fakten ist in 17 Kapiteln übersichtlich gegliedert. Am Anfang stehen kulturgeschichtliche Erörterungen, die erkennen lassen, daß schriftliche Quellen über den Berglemming in Norwegen bis in das 12. Jahrhundert zurückreichen. Den Angaben über Verwandtschaftsverhältnisse und Paläontologie folgen ausführliche Darstellungen zum Aussehen, Lebensraum und Verhalten, zur Nahrung und zum Fortpflanzungspotential. Einen breiten Raum nehmen naturgemäß die Wanderungen ein, wobei über Frühjahrs- und Herbstwanderungen, über Lang- und Massenwanderungen berichtet wird. Eingehend erörtert werden auch die Ursachen des Populationszusammenbruchs und die Periodizität der Wanderungen. Ein auf 9 Seiten eng gedrucktes Literaturverzeichnis unterstreicht die ganze Spannweite der Forschungsarbeiten, die dieser Nagetierart und ihren nächsten Verwandten in Nordeuropa, Sibirien und in Nordamerika gewidmet wurden. Die über weite Strecken durch epische Breite sich auszeichnende Darstellung gereicht dem Buche nicht zum Nachteil, da sich schließlich auch die nicht so sehr an eine strenge fachwissenschaftliche Diktion gewohnten Leser angesprochen fühlen sollen. Das Buch über den Berglemming füllt mit Sicherheit eine Lücke im deutschsprachigen säugetierkundlichen Schrifttum. H. REICHSTEIN, Kiel

RAHM, U.: **Die Afrikanische Wurzelratte**. Die Neue Brehm-Bücherei 528. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag 1980. 60 S., 40 Abb. M 6,70. ISSN 0138-1423

Ein fast beispielloses Material von rund 17 000 im Kivu-Gebiet in Zaire 1968 und 1969 gefangenen Tieren bildet in Verbindung mit an ostafrikanischen Populationen gewonnenen Ergebnissen (JARVIS) die Grundlage einer Darstellung über Afrikanische Wurzelratten der Gattung *Tachyoryctes*. Der Autor hat jahrelang am Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique centrale (IRSAC) gearbeitet und dort im Freiland und Laboratorium diese hochspezialisierten unterirdisch lebenden Nager studiert. Den Ausführungen über die bislang nur wenig bekannte Biologie der Afrikanischen Wurzelratten liegen daher über weite Strecken Originaldaten zu Grunde. Behandelt werden vor allem biologische Fakten wie Verhalten, Baue und Grabtätigkeit, Populationsdichte, Nahrung, Tragzeit, Embryonenzahl, Wurfzeit, Jugendentwicklung und Geschlechterverteilung. Vorangestellt sind Angaben zur Morphologie, Anatomie, Verbreitung und Systematik. Beschlossen wird das Buch durch Hinweise auf Ektoparasiten und Kommensalen. Schließlich findet man auch einige Angaben über die Beziehung der einheimischen Bevölkerung zu den Wurzelratten. Insgesamt gesehen liegt eine erfreulich knapp gehaltene, dennoch umfassende und reich bebilderte Darstellung über eine afrikanische Tierart vor, die es verdient, einem größeren Leserkreis vorgestellt zu werden, wenngleich von ihr nicht jene Anziehung auszugehen vermag, die für afrikanische Großsäuger kennzeichnend ist.

H. REICHSTEIN, Kiel

Nagorsen, D. W.; Peterson, R. L.: **Mammal Collector's Manual.** A Guide for Collecting, Documenting, and Preparing Mammal Specimens for Scientific Research. Royal Ontario Museum Publications in Life Sciences. Toronto: The Alger Press 1980. 79 S., 43 Abb. Kart. $ 6,50.

Eine gründliche Anleitung zum wissenschaftlichen Sammeln und Konservieren von Säugetieren. Besonders ausführlich beschrieben und in vielen Schritten illustriert wird die Herstellung eines Kleinsäuger-Rundbalges, aber auch die Anfertigung von Flachbälgen, die Präparation von Fledermäusen und verschiedenen Großsäugern wird behandelt. Ferner findet man Angaben über Jagd- und Sammelgeräte, die Führung von Sammeltagebüchern und richtige Etikettierung, die Präparation von Chromosomen, Spermien, Parasiten, Blut und Proben für biochemische und histologische Untersuchungen, die Erhebung von Daten über den Fortpflanzungszustand und die äußeren Maße. Hier werden allerdings anders als in Europa üblich eine Gesamtlänge und eine Hinterfußlänge einschließlich Kralle empfohlen. Auch die zu beachtenden Vorschriften, Namen von Chemikalien und anderes weichen von europäischen Verhältnissen etwas ab. Trotzdem, und obwohl es auch in Europa ähnliche Anleitungen gibt (z. B. Piechocki: Präparationstechnik I), kann das Heft empfohlen werden. Es enthält klar und verständlich die wirklich wichtigsten Hinweise und Anleitungen, die derjenige kennen und beherrschen sollte, der für taxonomische Zwecke Säugetiere sammeln möchte.

J. Niethammer, Bonn

Stoddart, D. M.: **The Ecology of Vertebrate Olfaction.** London and New York: Chapman and Hall 1980. 234 pp. 81,70 DM.

Die Bedeutung der großen Sinnesorgane von Vertebraten für die Auseinandersetzung mit der Umwelt ist von grundsätzlichem Interesse. Dieses Buch wendet sich ausschließlich dem olfaktorischen System zu, welches bekanntlich vielfältig und in mehreren Verhaltensbereichen eine Rolle spielen kann. In mehreren Abschnitten werden folgende Themenkreise abgehandelt: Anatomie von Nase, Riechepithel und zugeordneten Hirnregionen, Orte der Duftstoffproduktion am Körper, Beschaffenheit und chemische Zusammensetzung von Duftstoffen, Bedeutung des Geruchsinnes bei Nahrungssuche, Reproduktion, Orientierung sowie für intraspezifische Kommunikation bei sozialen und solitären Arten und für interspezifische Auseinandersetzungen.

Das Buch ist flüssig, allgemein verständlich und informativ geschrieben, kann jedoch bei der komplexen Thematik nicht erschöpfend, sondern nur selektiv und exemplarisch Auskunft geben. Eine Fülle von über 500 Spezialpublikationen (mit einem sehr hohen deutschsprachigen Anteil) wurden verarbeitet, und Säugetiere stellen den Hauptanteil der erwähnten Arten. Das Buch kann allgemein empfohlen werden.

D. Kruska, Hannover

Barasch, D. P.: **Soziobiologie und Verhalten.** Aus dem Amerikanischen übersetzt von Dr. Ingrid Horn. Hamburg u. Berlin: Paul Parey 1980. 338 S., 94 Abb., 5 Tab. 49,– DM.

In Fortsetzung des umfassenden Werkes von E. O. Wilson: "Sociobiology: The New Synthesis" (1975) gibt der Autor einen gestrafften Überblick über diese relativ junge, interdisziplinäre Wissenschaft, welche bemüht ist, tierliches und menschliches Sozialverhalten evolutionsbiologisch zu analysieren.

Barash kennzeichnet die Soziobiologie als eine vergleichende Wissenschaft, hervorgegangen aus der Ethologie und der Populationsbiologie. Besonders ausführlich erläutert er den soziobiologischen Ansatz. Mit der evolutionären Analyse des Sozialverhaltens wendet er sich dabei insbesondere an den Sozialwissenschaftler.

Den Studenten der Verhaltensforschung will er „genügend Wissen an die Hand geben, damit ihr Interesse an dieser neuen Disziplin geweckt wird; es werden also die wichtigsten Fakten und Theorien vorgestellt, auf denen die Soziobiologie aufbaut". So werden die Grundregeln der Evolution sehr eingehend und anschaulich beschrieben. In weiteren Kapiteln behandelt Barash die Biologie des Altruismus, die soziale Frage des Überlebens, Strategien der Partnerwahl, der Nachkommenerzeugung und -versorgung, Strategien sozialer Konkurrenz sowie der Raumkonkurrenz. Alle diese Kapitel beschreiben vergleichende Untersuchungen von Tiersozietäten, die allgemeingültige Prinzipien deutlich werden lassen. Hieraus abgeleitete Gesetzmäßigkeiten überträgt der Autor anschließend wertungsfrei und mit aller Vorsicht auf das menschliche Verhalten. Wie hier beschrieben, gründet die Soziobiologie also rein auf den Erkenntnissen, die aus tierlichen Systemen gewonnen wurden. Barash versteht es, sehr anschaulich und interessant zu schreiben. Er schreibt in teilweise herausfordernder Form, nie jedoch ohne hintergründigen Humor. So ist die Lektüre der „Soziobiologie" neben der Anregung zum Überdenken biologischer Gesetzmäßigkeiten sehr unterhaltsam.

Dori Feddersen, Kiel

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 212,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 39,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Vol. 46 (4), 201–272, August 1981 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Aschoff, J.: Der Tagesgang der Körpertemperatur und der Sauerstoffaufnahme bei Säugetieren als Funktion des Körpergewichtes. – The 24-h rhythm of body temperature and oxygen uptake in mammals as a function of body weight 201

Reichholf, J.; Esser, J.: Daten zur Mortalität des Igels *(Erinaceus europaeus)*, verursacht durch den Straßenverkehr. – Road mortality of hedgehogs *(Erinaceus europaeus)* 216

Genoud, M.; Vogel, P.: The activity of *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae) in the field and in captivity. – Die Aktivität von *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae) im Freiland und in Gefangenschaft 222

Thenius, E.: Bemerkungen zur taxonomischen und stammesgeschichtlichen Position der Gibbons (Hylobatidae, Primates). – Remarks upon the taxonomic and phylogenetic position of gibbon and siamang (Hylobatidae, Primates) 232

Maia, Vilna; Langguth, A.: New karyotypes of Brazilian Akodont rodents with notes on taxonomy. – Neue Karyotypen von akodonten Rodentia aus Brasilien und Anmerkungen zur Taxonomie 241

Pulliainen, E.: Winter diet of *Felis lynx* L. in SE Finland as compared with the nutrition of other northern lynxes. – Zur Winterernährung von *Felis lynx* L. im südöstlichen Finnland im Vergleich mit der Nahrung von anderen nördlichen Luchsen 249

Fischer, B. von: Die Rolle des Prolaktins bei der Trächtigkeit des Rehes *(Capreolus c. capreolus)*. – The importance of prolactin in the gestation of the roe deer *(Capreolus c. capreolus)* 259

Wissenschaftliche Kurzmitteilungen

Mäkelä, A.; Viro, P.: Two colour mutants of the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) in Central Finland. – Zwei Farbmutanten der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), in Mittelfinnland 264

Jüdes, U.: Some notes in population density of *Micromys minutus* in a secondary biotope. – Einige Anmerkungen zur Populationsdichte von *Micromys minutus* in einem Sekundärbiotop 266

Casinos, A.: On the distribution of *Globicephala melaena* (Traill, 1804) (Cetacea, Delphinidae) in the south-west Atlantic. – Über die Verbreitung von *Globicephala melaena* (Traill, 1804) (Cetacea, Delphinidae) im südwestlichen Atlantik 268

Buchbesprechungen 272



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

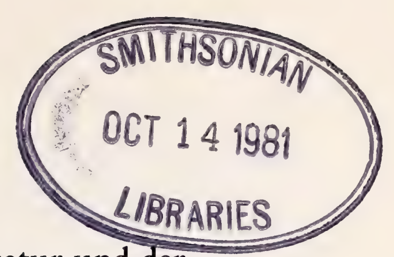
Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z.Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

 – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holst.

Z. Säugetierkunde 46 (1981) 4, 201–272
InterCode: ZSAEA 7 46 (4), 201–272 (1981)



Der Tagesgang der Körpertemperatur und der Sauerstoffaufnahme bei Säugetieren als Funktion des Körpergewichtes[1]

Von J. Aschoff

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Andechs

Eingang des Ms. 18. 11. 1980

Abstract

The 24-h rhythm of body temperature and oxygen uptake in mammals as a function of body weight

Reviews data on day-night-differences in oxygen consumption (Fig. 7), body temperature (Fig. 8 and 10), and minimal conductance (Fig. 9), and demonstrates that the range of oscillation of these rhythms depends on body weight. As an introduction, external conditions are mentioned which can influence the range of oscillation and hence complicate a comparative analysis of data obtained in different laboratories (Fig. 2 to 6). A final section discusses the interaction between the 24-h-rhythms of heat production, heat loss, conductance, and body temperature (Fig. 11).

Einleitung

An Säugetieren wurde der Tagesgang der Körpertemperatur erstmals von Galbraith und Simpson (1904) gemessen. Die Autoren stellten an Rhesus-Affen innerhalb von 24 h Schwankungen der Rektaltemperatur von rund 2,5 °C fest. Sie beobachteten auch bereits, daß der Rhythmus über mehrere Tage erhalten blieb, wenn die Tiere unter Bedingungen dauernder Dunkelheit gehalten wurden (Simpson and Galbraith 1905). Untersuchungen über den Tagesgang des Energieumsatzes, gemessen am Sauerstoffverbrauch, begannen 30 Jahre später (Horst et al. 1934; vgl. auch die Übersicht von Kayser und Heusner 1967). Inzwischen liegen die Ergebnisse von Messungen der Körpertemperatur zu Tag- und Nachtzeiten von über 50 Säugetierarten vor. An rund 40 Arten ist der Tagesgang der Sauerstoffaufnahme gemessen worden. Daraus ergibt sich die Möglichkeit, die Schwankungen der Wärmebildung mit denen der Körpertemperatur in Beziehung zu setzen. Gegenstand dieser Übersicht ist die Schwingungsbreite des Tagesganges, gemessen als Differenz zwischen den täglichen Maximal- und Minimalwerten. Es wird gezeigt, daß die Schwingungsbreiten der Sauerstoffaufnahme und der Körpertemperatur mit wachsendem Körpergewicht kleiner werden. Die Erörterung der Gründe für diese Abhängigkeit erfordert es, die Bedingungen zu berücksichtigen, die für den Transport der Wärme vom Körperkern zur Umgebung verantwortlich sind.

Anmerkungen zur Materialsammlung

Für das in dieser Übersicht aufgearbeitete Material gibt Abb. 1 eine Reihe von Beispielen. Sie zeigen Tagesgänge der Körpertemperatur und der Sauerstoffaufnahme von Säugetieren in vier Gewichtsklassen. Die Temperaturkurven sprechen für eine Abnahme der Schwin-

[1] Herrn Professor Dr. E. Bünning zum 75. Geburtstag gewidmet.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4604-0201 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 201–216

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

gungsbreite mit steigendem Körpergewicht. Die in der Aktivitätszeit (α) gemessenen Werte liegen mehr oder minder auf gleicher Höhe (rund 38,3 °C), die in der Ruhezeit (ϱ) gemessenen Werte steigen von leichten zu schweren Arten hin an. Im Gegensatz zum linearen Ordinatenmaßstab der Temperaturen, sind die Werte der gewichtspezifischen Sauerstoffaufnahme gegen eine Ordinate mit logarithmischem Maßstab aufgetragen.

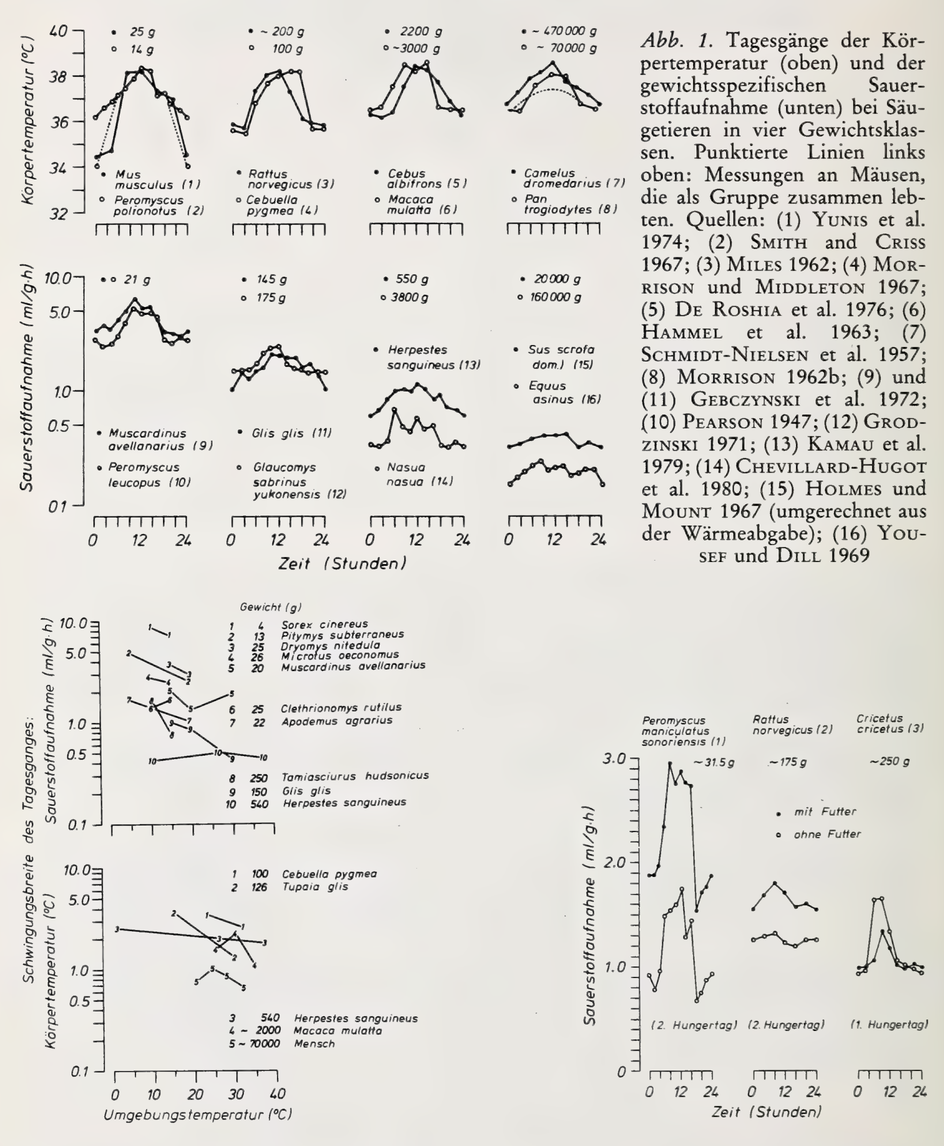


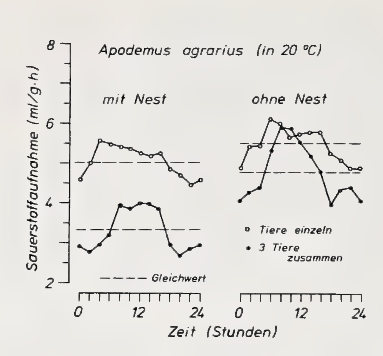
Abb. 1. Tagesgänge der Körpertemperatur (oben) und der gewichtsspezifischen Sauerstoffaufnahme (unten) bei Säugetieren in vier Gewichtsklassen. Punktierte Linien links oben: Messungen an Mäusen, die als Gruppe zusammen lebten. Quellen: (1) Yunis et al. 1974; (2) Smith and Criss 1967; (3) Miles 1962; (4) Morrison und Middleton 1967; (5) De Roshia et al. 1976; (6) Hammel et al. 1963; (7) Schmidt-Nielsen et al. 1957; (8) Morrison 1962b; (9) und (11) Gebczynski et al. 1972; (10) Pearson 1947; (12) Grodzinski 1971; (13) Kamau et al. 1979; (14) Chevillard-Hugot et al. 1980; (15) Holmes und Mount 1967 (umgerechnet aus der Wärmeabgabe); (16) Yousef und Dill 1969

Abb. 2 (links). Abhängigkeit der Schwingungsbreite der Sauerstoffaufnahme (oben) und der Körpertemperatur (unten) von der Umgebungstemperatur bei Säugetieren. Quellen: *Oben* = (1), (4), (6) und (8) Grodzinski 1971; (2) Gebczynski 1964; (3), (5) und (9) Gebczynski et al. 1972; (7) Tertil 1972; (10) Kamau et al. 1979; *unten* = (1) Morrison und Middleton 1967; (2) Bradley und Hudson 1974; (3) Kamau et al. 1979; (4) Hammel et al. 1963; (5) Aschoff und Heise 1972. – *Abb. 3 (rechts).* Tagesgänge der Sauerstoffaufnahme bei Säugetieren mit und ohne Futter. Quellen: *Links* = Heusner et al. 1971; *Mitte* = Cumming und Morrison 1960; *rechts* = Kayser und Hildwein 1970

Gemäß dem Gesetz der Stoffwechselreduktion (Lehmann 1956) rücken die Mittelwerte der Kurven mit steigendem Gewicht im Koordinatennetz nach unten. Zugleich damit verringert sich die Schwingungsbreite von rund 3,0 ml O_2/g.h bei den leichtesten Arten auf etwa 0,1 beim Esel; bei Auftragung im linearen Maßstab wird diese Abnahme sinnfälliger (vgl. Abb. 3).

Die in Abb. 1 zusammengefaßten Beispiele sind aus einer großen Zahl nicht ohne Willkür so ausgewählt, daß sie die vermuteten Regelhaftigkeiten erkennen lassen. Etliche in der Literatur veröffentlichte Kurven passen nicht in dies Bild. Es entspricht jedoch einem statistischen Trend, der im folgenden Abschnitt belegt wird. Bei der hierfür notwendigen vergleichenden Betrachtung der Ergebnisse zahlreicher Autoren ergeben sich eine Reihe von Schwierigkeiten. Sie beginnen damit, daß die Daten oft kleinen Diagrammen entnommen werden mußten, wobei Ablesefehler unvermeidlich waren. Schwerer wiegt der Umstand, daß die Autoren mit unterschiedlichen Techniken und unter unterschiedlichen Bedingungen ihre Befunde erhoben haben. Dies erschwert einen Vergleich der Ergebnisse, da Unterschiede in der Meßweise und in den Begleitumständen das einzelne Meßergebnis und insbesondere das Ausmaß des Tagesganges beeinflussen können. Die hier zu berücksichtigenden Störeinflüsse betreffen insbesondere die Körpertemperatur, zum Teil aber auch die Sauerstoffaufnahme; sie sind im folgenden kurz erläutert.

1. Die Schwingungsbreite des Tagesganges ist sowohl bei der Körpertemperatur (Fuller et al. 1978) wie bei der Sauerstoffaufnahme (Spencer et al. 1976) im Licht-Dunkel-Wechsel (LD) meist größer als unter den Bedingungen dauernder Dunkelheit (DD) oder dauernder Belichtung (LL). Die hier zur Auswertung herangezogenen Temperaturwerte stammen ausschließlich von Untersuchungen im LD, die Werte der Sauerstoffaufnahme zum Teil von Untersuchungen im DD oder LL. Diesem Umstand muß Rechnung getragen werden, wenn die Schwingungsbreiten der Sauerstoffaufnahme zu denen der Temperatur in Beziehung gesetzt werden sollen. Auch das Verhältnis der Licht- zur Dunkeldauer (die Photoperiode) kann die Schwingungsbreite beeinflussen (Gebczynski 1964). Hierdurch, und vermutlich durch langfristige Umstellungen im endokrinen System, kann es zu jahreszeitlichen Änderungen der Schwingungsbreite kommen (Gebczynski et al. 1972; Gorecki 1968, 1969).
2. Die Schwingungsbreite ist eine Funktion der Umgebungstemperatur. Wie Abb. 2 zeigt, sind die Unterschiede zwischen den bei verschiedenen Temperaturen gemessenen Schwingungsbreiten z. T. vernachlässigbar, sie können aber auch über 100 % betragen. Je kleiner die Art, desto mehr wirkt sich die Umgebungstemperatur (zumindest bei der Sauerstoffaufnahme) auf die Schwingungsbreite aus; gerade bei den kleineren Arten wird deshalb der Vergleich von Werten unterschiedlicher Gewichtsklassen fragwürdig, sofern die Messungen nicht bei gleichen Umgebungstemperaturen vorgenommen worden sind.
3. Der Ernährungszustand des Tieres hat einen Einfluß auf die Schwingungsbreite. Den Diagrammen der Abb. 3 läßt sich entnehmen, daß Nahrungsentzug die Schwingungsbreite der Sauerstoffaufnahme sowohl verringern wie auch vergrößern kann. Längeres Hungern führt immer zum Absinken der mittleren Sauerstoffaufnahme und zu einer Abnahme der Schwingungsbreite, im Gegensatz vermutlich zur Körpertemperatur, deren Schwingungsbreite zumindest bei Vögeln bei langfristigem Nahrungsentzug anwächst (Aschoff 1981a; Biebach 1977).
4. Tiere, die im Käfig in Gruppen zusammen gehalten werden, haben im Vergleich zu einzeln gehaltenen Tieren meist einen niedrigeren Energieumsatz. Nach Abb. 4 liegt der Gleichwert der Sauerstoffaufnahme, d. h. das Mittel aller in 24 h gemessenen Werte, bei Gruppen von drei Tieren um 12 % bis 34 % tiefer als der Gleichwert von Einzeltieren; andererseits sind die Schwingungsbreiten bei den in Gruppe gehaltenen Tieren um etwa die gleichen Beträge größer. Aus Abb. 4 ergibt sich ferner, daß Gleichwert und Schwingungsbreite kleiner werden können, wenn ein Nest im Käfig angeboten wird.



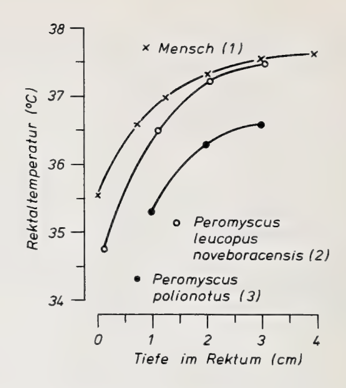


Abb. 4 (links). Tagesgänge der Sauerstoffaufnahme bei einzeln und in Gruppen gehaltenen Brandmäusen mit und ohne Nest im Käfig. Gleichwert: das 24-h-Mittel. (Nach Tertil 1972). – *Abb. 5 (rechts).* Das Temperaturprofil in der Körperschale, gemessen im Rektum. Quellen: (1) Karlberg 1949; (2) Morrison und Ryser 1959; (3) Smith und Criss 1967

Die Schwingungsbreite der Körpertemperatur ist nach Møller und Bojsen (1974) beim Goldhamster *Mesocricetus auratus* in der Gruppe größer als beim einzeln gehaltenen Tier. An Mäusen sind zur Zeit der täglichen Minima in der Gruppe bis zu 3,0 °C tiefere Temperaturen gemessen worden als an isolierten Tieren (Smith und Criss 1967; vgl. die punktierten Linien in Abb. 1, links oben).

5. Im Gegensatz zur Bestimmung der Sauerstoffaufnahme, die keine Eingriffe in das Tier erfordert und meist zu verläßlichen Werten führt, ergeben sich bei der Temperaturmessung eine Reihe zusätzlicher Schwierigkeiten. In der Körperschale des Warmblüterorganismus steigen die Temperaturen von außen nach innen an (Abb. 5). Man muß davon ausgehen, daß sich die an verschiedenen Stellen dieses Temperaturprofiles ermittelten Tagesgänge in der Schwingungsbreite voneinander unterscheiden (vgl. Abb. 8.6 in Aschoff et al. 1974). Es ist deshalb nicht unbedenklich, verschiedene Schwingungsbreiten zum Körpergewicht in Beziehung zu setzen, wenn die zugrunde liegenden Temperaturkurven an unterschiedlichen Stellen oder im Rektum in unterschiedlicher Tiefe gewonnen wurden.

Die Körpertemperatur wird ferner stark von der Aktivität des Tieres bestimmt. Morrison und Ryser (1959) haben an ruhig gehalten Weißfußmäusen *Peromyscus leucopus noveboracensis* je nach Ausmaß der vorher beobachteten Aktivität Rektaltemperaturen von knapp 36,0 °C (ruhiges Tier) bis zu 40,0 °C (sehr aktives Tier) festgestellt. Bei derartigen Messungen der Rektaltemperatur von Hand steigt die Temperatur während des Messens schnell an (McNab und Morrison 1963; Briese und De Quijada 1970). Mit Hilfe gleichzeitiger telemetrischer Registrierung der abdominalen Temperatur haben Poole und Stephenson (1977) nachgewiesen, daß bei der Ratte der durch das Einführen des Thermometers bedingte Anstieg der Kerntemperatur 0,07 °C/min betragen kann und erst nach über 30 min wieder ausgeglichen ist. Bei kleineren Säugetieren steigt die Rektaltemperatur während des Messens von Hand nach Morrison und Ryser (1959) um 0,37 °C/min, also beträchtlich schneller als bei der Ratte. Diese erregungsbedingten Temperaturanstiege sind in der Ruhezeit des Tieres, wenn die Temperatur niedrig ist, weit stärker als in der Aktivitätszeit bei dann ohnedies hoher Temperatur. Als Folge dieser Abhängigkeit der Störwirkungen vom Zeitpunkt der Messung innerhalb des Tagesganges (der circadianen Phase) wird die ungestörte, mit Sendern feststellbare Schwingungsbreite verringert; die Abnahme ist proportional zur Zahl zusätzlicher Messungen von Hand (Abb. 6). Je kleiner die Körpermasse ist, desto schneller und stärker wirken sich die Störeinflüsse aus. Die Annahme ist deshalb berechtigt, daß in etlichen Untersuchungen die

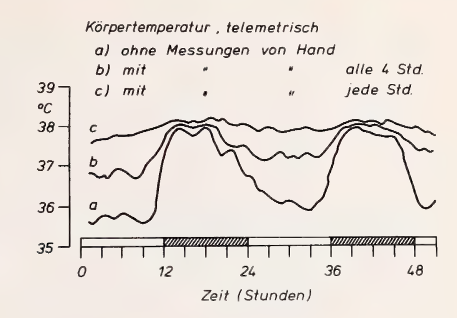


Abb. 6. Tagesgang der intraperitoneal registrierten Körpertemperatur bei Ratten ohne und mit zusätzlichen rektalen Messungen von Hand. (Nach Miles 1962)

Schwingungsbreite der Körpertemperatur mit abnehmendem Gewicht der untersuchten Arten zunehmend „falsch", d. h. zu klein gemessen worden ist.

Die große Zahl von Faktoren, die die Schwingungsbreite des Tagesganges physiologischer Faktoren beeinflussen können, erschwert die vergleichende Betrachtung von Meßwerten, die unter uneinheitlichen Bedingungen gewonnen wurden. Trotzdem ist es möglich, eine Abhängigkeit der Schwingungsbreite vom Körpergewicht sowohl für die Sauerstoffaufnahme wie für die Körpertemperatur nachzuweisen. Die Untersuchung beschränkt sich auf Messungen an voll homoiothermen Arten, unter Ausschluß insbesondere der Marsupialia und der Chiroptera.

Sauerstoffaufnahme und Körpertemperatur

Der auf die Einheit des Körpergewichtes bezogene Sauerstoffverbrauch ist mit dem Körpergewicht streng negativ korreliert. Im doppelt logarithmischen Koordinatennetz ergeben die an nüchternen Säugetieren gemessenen Werte des Ruheumsatzes nach Kleiber (1947) eine Regressionsgerade der Gleichung

$$\log U/G = \log 3{,}166 - 0{,}244 \log G.$$

Hierin ist U die Sauerstoffaufnahme (ml/h) und G das Gewicht (g). Diese allgemeine Beschreibung nimmt keine Rücksicht darauf, daß der Sauerstoffverbrauch auch am ruhenden und nüchternden Tier tagesperiodisch schwankt (Aschoff und Pohl 1970a). Hildwein (1972) hat die Sauerstoffaufnahme hungernder und ruhig gehaltener Tiere über 24 h im schwachen Dauerlicht registriert. Trägt man die von ihm in der Aktivitätszeit (α) und der Ruhezeit (ϱ) gemessenen Werte getrennt gegen das Körpergewicht auf, so erhält man zwei parallel verlaufende Regressionsgeraden (Abb. 7, Diagramm C links); sie folgen den Gleichungen

$$\alpha\text{: } \log U/G = \log 8.32 - 0.34 \log G$$
$$\varrho\text{: } \log U/G = \log 7.38 - 0.40 \log G$$

die α-Werte liegen um rund 50 % höher als die ϱ-Werte. Die Beteiligung geringer motorischer Unruhe an den in den Aktivitätszeiten gemessenen Werten läßt sich nicht ausschließen, kann aber gering veranschlagt werden. Wie Heusner (1956) an der Ratte gezeigt hat, ist auch bei völliger Ruhe der α-Wert der Sauerstoffaufnahme um 30 % größer als der ϱ-Wert. Bei Vögeln beträgt der Unterschied zwischen den α- und ϱ-Werten rund 25 % (Aschoff und Pohl 1970b).

Das Diagramm B in Abb. 7 (links) zeigt denselben Sachverhalt an Hand der Ergebnisse von Autoren, die ihre Versuchstiere während der Messung gefüttert und einem Licht-Dunkel-Wechsel ausgesetzt haben. Die Werte stammen wie bei Hildwein (1972) sowohl von tagaktiven wie von nachtaktiven Arten, deren Sauerstoffaufnahme entweder fortlau-

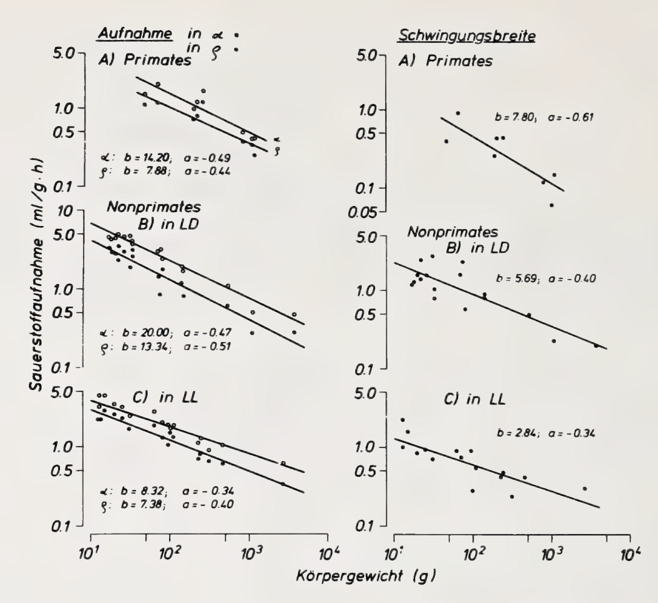


Abb. 7. Abhängigkeit der gewichtsspezifischen Sauerstoffaufnahme vom Körpergewicht bei Säugetieren. *Links:* Aufnahme gemessen in der Aktivitätszeit α und in der Ruhezeit ϱ; *rechts:* Schwingungsbreite des Tagesganges. LD = Licht-Dunkel-Wechsel; LL = Dauerlicht. a und b: die Koeffizienten der Regressionsgleichung log y = log b – a log x. Quellen: (A) und (C) HILDWEIN 1972 (in A ein Wert von MÜLLER 1979 im LD); (B) s. Tab. 2

fend über 24 h oder je einmal am Tage und in der Nacht gemessen worden ist. Die Gleichungen der beiden Regressionsgeraden lauten:

$$\alpha\text{: } \log U/G = \log 20.00 - 0.47 \log G$$
$$\varrho\text{: } \log U/G = \log 13.34 - 0.51 \log G$$

Die α-Werte liegen um rund 80 % über den ϱ-Werten. Die Ursache hierfür liegt zum Teil in der unter diesen Bedingungen stärkeren Unruhe der Tiere (mit Futteraufnahme) in der Aktivitätszeit; bei den tagaktiven Arten wirkt sich vermutlich zusätzlich der Umstand aus, daß der in α- gemessene Ruheumsatz im Licht höher ist als im Dunkeln, wie POHL (1970) an Vögeln nachgewiesen hat. Bei den Primaten (Abb. 7, Diagramm A), die mit einer Ausnahme im schwachen Dauerlicht gemessen worden sind, liegen die α-Werte im Mittel um 50 % höher als die ϱ-Werte.

Die Differenzen zwischen den α- und ϱ-Werten ergeben die Schwingungsbreiten (rechte Hälfte der Abb. 7). Die drei Meßwertreihen zeigen einheitlich eine Abnahme der Schwingungsbreite mit steigendem Körpergewicht.

Die Regressionsgleichungen lauten:

$$\text{Primates: } \log S_{U/G} = \log 7.80 - 0.61 \log G$$
$$\text{Nonprimates LD: } \log S_{U/G} = \log 5.69 - 0.40 \log G$$
$$\text{Nonprimates LL: } \log S_{U/G} = \log 2.84 - 0.34 \log G$$

mit S_U für die Schwingungsbreite der Sauerstoffaufnahme (ml/h) und G für das Gewicht (g). In der Reihe der Nonprimates beträgt die Schwingungsbreite bei einem 10 g schweren Tier im LL 1,30 und im LD 2,30 ml O_2/g h; beim 1000 g schweren Tier ergeben sich Werte von 0,28 (LL) bzw. 0,35 (LD) ml O_2/g h. Für höhere Gewichtsklassen liegen nur die Ergebnisse von Untersuchungen an Eseln *Equus asinus* vor. Die Schwingungsbreiten sind für Tiere von rund 56 kg Gewicht mit 0,07 bestimmt worden (DAVIS et al. 1978) und für

Tiere von 182 kg Gewicht mit 0,048 ml O_2/g h (YOUSEF und DILL 1969); diese Werte stimmen gut mit denen überein, die sich aus der für die Nonprimates im LD gültigen Regressionsgleichung berechnen lassen: 0,072 für 56 kg und 0,045 für 182 kg.

Die Diagramme in der linken Hälfte der Abb. 7 machen deutlich, daß die gewichtspezifische Sauerstoffaufnahme in α wie in ϱ gleichermaßen dem Gesetz der Stoffwechselreduktion folgt. Daraus ergibt sich zwangsläufig die in Abb. 7 rechts dargestellt negative Korrelation zwischen Schwingungsbreite und Körpergewicht. Angewandt auf die Probleme des Wärmehaushaltes bedeutet dies, daß die gewichtsspezifische Wärmebildung bei kleinen Säugetieren tagesperiodisch um ein mehrfaches stärker schwankt als bei großen Säugetieren. Die Annahme liegt deshalb nahe, daß der Tagesgang der Körpertemperatur in ähnlicher Weise eine Funktion des Körpergewichtes ist. Dies wird durch die in Abb. 8 zusammengefaßten Ergebnisse nur zum Teil bestätigt. Bei den Primates wie bei den

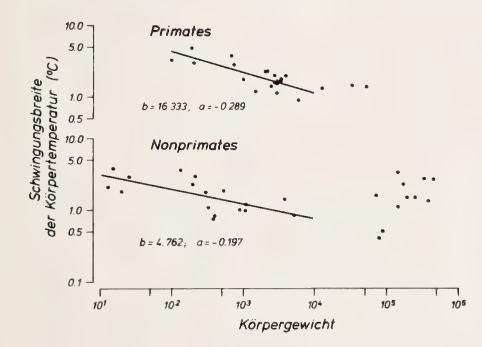


Abb. 8. Schwingungsbreite der Körpertemperatur bei Säugetieren als Funktion des Körpergewichtes. a und b: wie Abb. 7. (Regression berechnet bis 10 kg). Quellen: s. Tab. 3

Nonprimates wird die Schwingungsbreite bis zu Gewichten von etwa 10 kg stetig kleiner, in den höheren Gewichtsklassen jedoch eher wieder größer. Die eingezeichneten Regressionsgeraden (gültig bis 10 kg) folgen den Gleichungen

$$\text{Primates:} \quad \log S_T = \log 16.333 - 0.289 \log G$$
$$\text{Nonprimates:} \quad \log S_T = \log 4.762 - 0.197 \log G.$$

Hierin ist S_T die Schwingungsbreite der Körpertemperatur (°C) und G das Gewicht (g). Alle Meßwerte stammen von Versuchen, die im LD gemacht worden sind. Die Temperaturwerte der Nonprimates lassen sich also mit denen der Sauerstoffaufnahme in Abb. 7B (rechts) vergleichen. Beim Übergang von 10 auf 1000 g Gewicht verringert sich die Schwingungsbreite der Sauerstoffaufnahme um 85 %, die der Körpertemperatur nur um 40 %. Dies spricht ebenso gegen einen einfachen Zusammenhang zwischen Tagesgängen der Wärmebildung und der Temperatur wie die Tatsache, daß die Schwingungsbreiten der Temperatur oberhalb 10 000 g gleichbleiben oder wieder anwachsen, während die Schwingungsbreiten der Sauerstoffaufnahme stetig kleiner werden. Es ist also nicht möglich, Unterschiede im Tagesgang der Körpertemperatur ausschließlich auf Unterschiede im Gang der Sauerstoffaufnahme (d. h. der Wärmebildung) zurückzuführen. Vielmehr müssen tagesperiodische Schwankungen in den Bedingungen für die Wärmeabgabe mit in Betracht gezogen werden; sie sind im folgenden Abschnitt behandelt.

Tagesperiodik des Wärmetransportes

Die im Organismus gebildete Wärmemenge strömt entlang einem Temperaturgefälle nach außen ab. Dividiert man den Wärmestrom durch die Temperaturdifferenz „Körperkern – Umgebung", so erhält man als Maß für die jeweils herrschenden Wärmetransportbedingungen die Wärmedurchgangszahl mit der Dimension Watt/°C. Die so berechnete Wärme-

durchgangszahl umfaßt die Wärmeabgabe über alle Kanäle, einschließlich der Atemwege und der Verdunstungswärmeverluste. Wird die Wärmeabgabe nicht direkt gemessen, so kann die Durchgangszahl auch in Werten des Sauerstoffverbrauches ausgedrückt werden; die Dimension ist dann ml O_2/h · °C, oder bezogen auf die Einheit des Körpergewichtes ml O_2/g · h · °C. Der Kehrwert der Durchgangszahl gibt Auskunft über das Ausmaß der Isolation gegen Wärmeverluste. Die Isolation hat Anteile, die nur langsam veränderlich sind, wie z. B. das Fettpolster und die Struktur des Pelzes. Zu den schnell veränderlichen Teilen der Isolation gehören u. a. Kreislauf und Körperhaltung. Mit deren Hilfe kann die Isolation wechselnden Bedingungen für den Wärmehaushalt angepaßt werden. Große Durchgangszahlen entsprechen geringer Isolation und erleichtern demnach die Wärmeabgabe nach außen. Wird der Organismus im Experiment schrittweise sinkenden Umgebungstemperaturen ausgesetzt, so wird die anfangs große Durchgangszahl (gute Wärmetransportbedingungen in warmer Umgebung) schnell kleiner und erreicht schließlich im Idealfall bei einer kritischen Umgebungstemperatur einen Minimalwert, der maximaler Isolation entspricht und der bei weiter fallender Umgebungstemperatur unverändert bleibt.

Die minimale Durchgangszahl, errechnet aus Messungen der Sauerstoffaufnahme bei der kritischen Umgebungstemperatur und darunter, ist an zahlreichen Säugetierarten bestimmt worden. (Zur Problematik der Berechnung vgl. McNab 1980). In einigen Fällen haben die Autoren Messungen in der Aktivitätszeit (α) und in der Ruhezeit (ϱ) an denselben Individuen durchgeführt. Autoren, die nur zu einer Tageszeit gemessen haben, machen meist ausreichend methodische Angaben, so daß die angegebenen Werte einer der beiden Hälften der Tagesperiodik zugeordnet werden können. Zur Klassifizierung als α- oder ϱ-Wert ist natürlich zu beachten, ob die untersuchte Art tagaktiv oder nachtaktiv ist. Die so aus der Literatur ermittelten α- und ϱ-Durchgangszahlen, ausgedrückt in Werten der gewichtspezifischen Sauerstoffaufnahme, sind in Abb. 9 als Funktion des Körpergewichtes aufgetragen. Die Regressionsgeraden folgen den Gleichungen:

$$\alpha\text{: } \log D/G = \log 1.539 - 0.517 \log G$$
$$\varrho\text{: } \log D/G = \log 1.022 - 0.519 \log G$$

Hierin ist D die Durchgangszahl (ml O_2/h °C) und G das Körpergewicht (g). Es ergibt sich, daß in allen Gewichtsklassen die Durchgangszahl in α um 52 % größer ist als in ϱ. Die

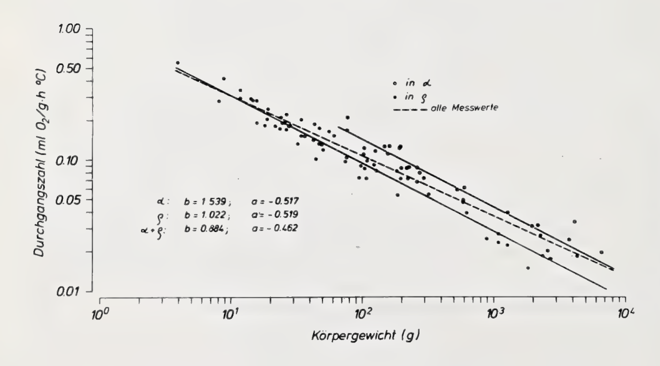


Abb. 9. Durchgangszahlen von Säugetieren, gemessen in der Aktivitätszeit α und in der Ruhezeit ϱ (ausgedrückt in Einheiten der gewichtsspezifischen Sauerstoffaufnahme), als Funktion des Körpergewichtes. a und b: wie Abb. 7. Quellen: s. Aschoff 1981b

Differenz zwischen den α- und ϱ-Werten, d. h. die Schwingungsbreite der Durchgangszahl, beträgt beim 10 g schweren Säugetier 0,159, beim 1000 g schweren Tier 0,015. Die Schwingungsbreite der minimalen Durchgangszahl nimmt also mit wachsendem Gewicht stärker ab als die Schwingungsbreiten der Sauerstoffaufnahme (Abb. 7, B rechts) und der Körpertemperatur (Abb. 8).

Aus Abb. 9 ist der Schluß zu ziehen, daß die minimale Durchgangszahl beträchtlichen

tagesperiodischen Schwankungen unterliegt. In Kälte unterstützen demnach die Wärmetransportbedingungen in der Körperschale die Einsparung von Wärme in der Ruhezeit und die Abgabe von Wärme in der Aktivitätszeit. Es erhebt sich die Frage, inwieweit dieses Verhalten der minimalen Durchgangszahl zu berücksichtigen ist bei der Erörterung der Ursachen für den Tagesgang der Körpertemperatur. Die Mehrzahl der herangezogenen Meßwerte stammt von Versuchen, die bei Raumtemperaturen von rund 24 °C durchgeführt worden sind. In diesem Temperaturbereich haben kleinere Arten von weniger als 200 g Gewicht bereits das Minimum ihrer Durchgangszahl erreicht, größere Arten jedoch noch nicht (McNab 1970, 1979). Man sollte also erwarten, daß die Durchgangszahlen der Tiere, deren Meßwerte hier verwandt sind, in den niedrigen Gewichtsklassen den aus Abb. 9 ablesbaren minimalen Durchganszahlen etwa entsprechen, in den höheren Gewichtsklassen jedoch darüber liegen. Wichtiger ist der Umstand, daß die Differenz zwischen den α- und ϱ-Werten der Durchgangszahl oberhalb der kritischen Umgebungstemperatur kleiner wird. Dieser Sachverhalt ist an Vögeln mehrfach nachgewiesen worden (vgl. Aschoff 1981a); es ist anzunehmen, daß für Säugetiere ähnliches gilt (Wunder 1970). In 24 °C Raumtemperatur spielt deshalb der Tagesgang der Durchgangszahl bei schweren Arten möglichenfalls eine geringere Rolle als bei leichten Arten.

Das vorgelegte Material ermöglicht es, Schätzwerte für die Durchgangszahlen der in rund 24 °C untersuchten Tiere zu ermitteln. Eine Grundlage hierfür bilden die Werte der Sauerstoffaufnahme in α und ϱ, die der Abb. 7 entnommen werden können (Diagramme A und B). Ferner müssen die für α und ϱ geltenden Körpertemperaturen aus den Zahlen abgeleitet werden, die der Abb. 8 zugrunde liegen. Diese Werte sind in Abb. 10 gegen das

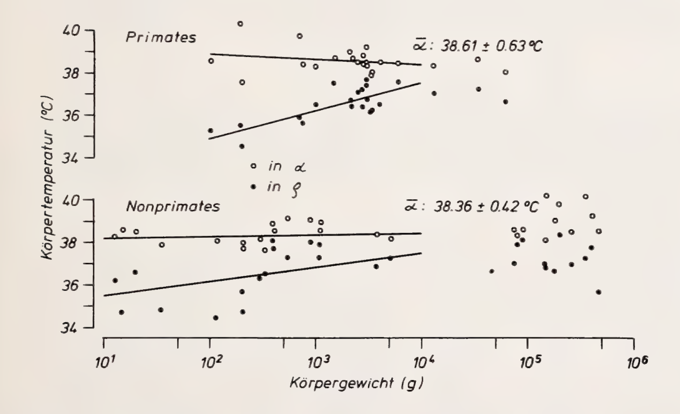


Abb. 10. Körpertemperatur von Säugetieren, gemessen in der Aktivitätszeit α und in der Ruhezeit ϱ, als Funktion des Körpergewichtes. Quellen: s. Tab. 3

Körpergewicht aufgetragen. Beide Diagramme bestätigen die an Hand der Beispiele von Abb. 1 geäußerte Vermutung: Die α-Werte der Temperatur liegen in allen Gewichtsklassen auf etwa gleicher Höhe (38,61° für die Primates, 38,36° für die Nonprimates), die ϱ-Werte dagegen rücken mit abnehmendem Körpergewicht tiefer. Die negative Korrelation zwischen der Schwingungsbreite der Temperatur und dem Körpergewicht (Abb. 8) beruht also im wesentlichen auf einer positiven Korrelation zwischen den ϱ-Werten und dem Gewicht. Unter der Annahme einer mittleren Umgebungstemperatur von 24° lassen sich nunmehr für verschiedene Gewichtsklassen Durchgangszahlen berechnen, indem die Werte der Sauerstoffaufnahme durch die jeweils zugehörigen Temperaturdifferenzen „Kern-Umgebung" dividiert werden. Die in Tabelle 1 zusammengefaßten Ergebnisse zeigen, daß die für 24° rechnerisch ermittelten Durchgangszahlen kaum größer sind als die minimalen Durchgangszahlen; die Unterschiede betragen 3 % (10 g Tier in α) bis 18 % (1000 g Tier in ϱ). Wichtiger ist die Feststellung, daß nach diesen Überschlagsrechnungen die Durchgangszahl in 24° in allen Gewichtsklassen einen deutlichen Tagesgang hat. Bei

Tabelle 1

Durchgangszahlen von Nonprimaten in der Aktivitätszeit α und in der Ruhezeit ϱ

Vergleich der nach Abb. 7, 8 und 10 rechnerisch für 24° Raumtemperatur ermittelten Werte (a) mit den aus Abb. 9 abgelesenen minimalen Durchgangszahlen (b)

Körpergewicht, g		10	100	1000
Sauerstoffaufnahme (ml/g.h)	α:	6,80	2,25	0,75
	ϱ:	4,10	1,30	0,40
Körpertemperatur (°C)	α:	38,15	38,25	38,35
	ϱ:	35,50	36,15	36,80
Temperaturgefälle in 24 °C	α:	14,15	14,25	14,35
	ϱ:	11,50	12,15	12,80
Durchgangszahl (ml O_2/g.h. °C)				
a. in 24° (rechnerisch)	α:	0,480	0,148	0,052
	ϱ:	0,357	0,107	0,031
b. minimal (gemessen)	α:	0,468	0,142	0,043
	ϱ:	0,309	0,094	0,028

10 g und 100 g schweren Tieren sind die α-Werte im Mittel um 36 % größer als die ϱ-Werte. Das ist erwartungsgemäß weniger als im Fall der minimalen Durchgangszahlen, bei denen der Unterschied 52 % beträgt. Nur für Tiere von 1000 g Gewicht ergibt sich in 24° eine Differenz zwischen α und ϱ, die größer ist als bei den minimalen Durchgangszahlen. Das mag darin begründet sein, daß die Lage der ϱ-Geraden im Diagramm B der Abb. 7 wegen der schwach besetzten höheren Gewichtsklassen unsicher ist. (Die „wahre" Stei-

Tabelle 2

Gewichtsspezifische Sauerstoffaufnahme bei Säugetieren im Tagesgang

Species	Gewicht g	Sauerstoffaufnahme ml/g h		Autor
		S	$\bar{x}$	
Mus musculus	17	1.20	3.90	Morrison 1948
Peromyscus leucopus noveboracensis	18	1.30	3.60	Morrison 1948
Clethrionomys g. gapperi	20	1.60	3.60	Pearson 1947
Microtus agrestis	22	1.40	4.20	Hansson und Grodzinsky 1970
Peromyscus leucopus noveboracensis	22	2.50	3.60	Pearson 1947
Clethrionomys gapperi rhodesi	26	1.60	3.80	Pearson 1947
Microtus p. pennsylvanicus	31	2.80	3.30	Pearson 1947
Microtus nivalis	33	0.80	3.60	Bienkowski und Marszalek 1974
Microtus p. pennsylvanicus	33	1.05	3.20	Morrison 1948
Glaucomys volans	70	1.60	2.20	Morrison 1948
Glaucomys volans	75	2.30	2.00	Pearson 1947
Arvicola terrestris	78	0.58	2.09	Drozdz et al. 1971
Funisciurus lemniscatus	143	0.78	1.57	Hildwein 1974
Glis glis	145	0.90	1.25	Gebczynski et al. 1972
Herpestes sanguineus	540	0.50	0.85	Kamau et al. 1979
Manis tricuspis	1 100	0.23	0.385	Hildwein 1974a
Nasua nasua	3 800	0.20	0.38	Chevillard-Hugot et al. 1980

S = Schwingungsbreite; $\bar{x}$ = Mittel über 24 h

Tabelle 3

Körpertemperatur von Säugetieren im Tagesgang

Species	Gewicht g	Körpertemperatur °C		Autor
Nonprimates		S	$\bar{x}$	
Peromyscus polionotus	13	2,10	37,25	Smith und Criss 1967
Mus musculus	15	3,80	36,65	Yunis et al. 1974
Zapus hudsonius	20	1,80	37,50	Morrison und Ryser 1960
Mus musculus	25	2,95	36,35	Yunis et al. 1974
Rattus alexandrinus	135	3,60	36,25	Maiselis und Ruttenburg 1954
Rattus norvegicus	200	2,30	36,85	Miles 1962
Rattus norvegicus	205	2,90	36,20	Maiselis und Ruttenburg 1954
Rattus norvegicus	300	1,80	37,20	Honma und Hiroshige 1978
Rattus norvegicus	330	1,05	37,05	Meinrath und D'Amato 1979
Spermophilus richardsonii	390	0,75	38,45	Wang 1972
Proechimys semispinosus	400	0,80	38,10	Morrison 1948
Herpestes sanguineus	540	1,75	38,20	Kamau et al. 1979
Ondatra zibethica	900	1,00	38,50	MacArthur 1979
Fennecus zerda	1 100	1,20	37,90	Noll-Banholzer 1979
Fennecus zerda	1 100	1,00	38,40	Avarguès und Goudeau 1962
Nasua nasua	3 800	1,40	37,60	Chevillard-Hugot et al. 1980
Marmota m. monax	5 200	0,85	37,70	Hayes 1976
Ursus americanus	75 000	1,60	37,80	Folk et al 1966
Lama „pacos"	80 000	0,40	38,10	Bligh et al. 1975
Lama „glama"	90 000	0,50	38,50	Bligh et al. 1975
Oryx beisa	150 000	3,40	38,50	Bligh and Harthoorn 1965
Equus „asinus"	150 000	1,10	37,60	Maloiy 1971
Equus „asinus"	180 000	2,30	37,85	Yousef und Dill 1969
Taurotragus oryx	200 000	1,50	39,05	Bligh and Harthoorn 1965
Camelus dromedarius	260 000	1,50	37,75	Schmidt-Nielsen et al. 1957
Syncerus caffer	350 000	2,85	38,70	Bligh und Harthoorn 1965
Giraffa camelopardalis	400 000	1,35	38,50	Bligh und Harthoorn 1965
Camelus dromedarius	470 000	2,80	37,10	Bligh und Harthoorn 1965
Primates		S	$\bar{x}$	
Cebuella pygmaea	100	3,30	36,85	Morrison und Middleton 1967
Tupaia belangeri	195	4,80	37,90	Weigold 1979
Tupaia glis	200	3,00	36,00	Bradley und Hudson 1974
Callithrix jacchus	700	3,80	37,80	Morrison 1962a
Saimiri sciureus	750	2,80	37,00	Moore-Ede et al. 1977
Saimiri sciureus	1 000	1,75	37,40	Fuller et al. 1979
Aotus trivirgatus	1 500	1,20	38,10	Morrison 1962a
Ateles geoffroyi	2 100	2,30	37,85	Morrison 1962a
Cebus albifrons	2 200	2,30	37,55	De Roshia et al. 1976
Macaca irus	2 500	1,45	37,80	Honjo et al. 1963
Macaca mulatta	2 800	1,60	38,00	Balin und Wass 1968
Macaca mulatta	2 800	2,00	37,40	Stscherbakowa 1954a
Macaca mulatta	3 000	1,55	38,40	Simpson und Galbraith 1908
Macaca mulatta	3 000	1,65	37,50	Crowley 1967
Macaca mulatta	3 000	1,15	37,95	Harbert et al. 1970
Macaca mulatta	3 300	1,70	37,00	Stscherbakowa 1954b
Macaca	3 400	1,80	37,10	Stscherbakowa 1954b
Papio hamadryas	4 000	2,00	37,50	Stscherbakowa 1954a
Macaca irus	6 000	0,90	38,00	Hawking und Lobban 1970
Papio doguera	13 000	1,30	37,65	Sundsten 1969
Papio	34 000	1,40	37,90	Morishima und Gale 1972
Pan troglodytes	62 000	1,40	37,30	Morrison 1962b

S = Schwingungsbreite; $\bar{x}$ = Mittel über 24 h

gung der ϱ-Geraden sollte der der α-Geraden entsprechen.) Für die Primates läßt sich eine derartige Überschlagsrechnung nicht durchführen, da Sauerstoffaufnahme und Körpertemperatur unter zu unterschiedlichen Bedingungen gemessen worden sind.

Schlußbetrachtung

Die Temperatur im Körperkern ist eine Resultante aus Wärmebildung und den in der Wärmedurchgangszahl erfaßbaren Bedingungen für die Wärmeabgabe. Beide Faktoren können als Stellglieder eines Regelkreises angesehen werden, mit dessen Hilfe die Kerntemperatur auf einem bestimmten Wert gehalten wird. Um die Temperatur steigen oder fallen zu lassen, genügt es, eines der beiden Stellglieder zu ändern. Tagesperiodische Schwankungen der Körpertemperatur sind also auch dann zu erwarten, wenn die Wärmebildung über 24 h konstant bleibt und lediglich die Wärmedurchgangszahl einen Tagesgang hat, oder wenn umgekehrt die Wärmedurchgangszahl konstant bleibt und die Wärmebildung schwankt. Beide theoretisch denkbaren Fälle sind unrealistisch. Wie in den vorangehenden Abschnitten gezeigt, sind sowohl Wärmebildung wie Wärmeabtransport tagesperiodisch programmiert. Der Tagesgang der Körpertemperatur ergibt sich demnach aus der Wechselwirkung zwischen der Periodik der Wärmebildung und der Wärmeabgabe. Auf Grund der Wärmekapazität des Körpers und der für den Wärmetransport notwendigen Zeiten sind die beiden periodischen Vorgänge zeitlich gegeneinander verschoben: der Rhythmus der Wärmebildung eilt dem der Wärmeabgabe etwas voraus. Solange die Wärmebildung größer ist als die Wärmeabgabe, steigt die Kerntemperatur an; sie beginnt zu fallen, wenn die Wärmeabgabe die Wärmebildung übertrifft. Zur Untersuchung dieser Zusammenhänge ist es notwendig, Wärmebildung und Wärmeabgabe gleichzeitig und fortlaufend aufzuzeichnen. Mit Säugetieren sind derartige Experimente noch nicht gemacht worden. Es liegen jedoch Ergebnisse von Messungen am Menschen vor, die die oben gemachten Annahmen bestätigen. Schmidt (1972) hat die Tagesgänge der Wärmebildung, der Wärmeabgabe und der Rektaltemperatur an 8 nackten weiblichen Versuchspersonen ermittelt. Die über alle Personen in stündlichen Abständen gemittelten Werte lassen sich in erster Annäherung durch Sinusfunktionen beschreiben, die in Abb. 11 dargestellt sind. Es zeigt sich, daß der Tagesgang der Wärmeabgabe um – 1,4 h gegen den der Wärmebildung verschoben ist; die Körpertemperatur erreicht erwartungsgemäß ihr Maximum dann, wenn die Kurven von Wärmebildung und -abgabe sich schneiden. Aus den Tagesgängen der Rektaltemperatur und der Wärmeabgabe läßt sich, unter Einsetzen der in diesen Versuchen

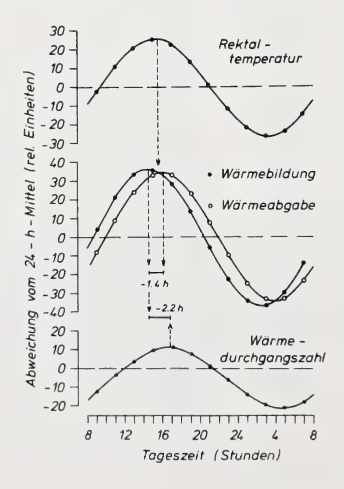


Abb. 11. Tagesgänge der Rektaltemperatur, der Wärmebildung und Wärmeabgabe, und der Wärmedurchgangszahl, gemessen an 8 weiblichen Versuchspersonen in der Klimakammer bei 28°. Dargestellt sind die an die Originalwerte angepaßten Sinusfunktionen. (Nach Aschoff et al. 1974)

konstanten Raumtemperatur von 28 °C, der Tagesgang der Wärmedurchgangszahl berechnen (unterste Kurve der Abb. 11); er ist um – 2,2 h gegen den der Wärmebildung verschoben.

Die in Abb. 11 für den Menschen dargestellten Phasenbeziehungen zwischen den einzelnen periodischen Vorgängen stehen ihrer Richtung nach in Übereinstimmung mit Modellvorstellungen, die anderwärts näher erläutert sind (Aschoff 1981c). Es bleibt zu prüfen, ob sie sich auch an Säugetieren unter gleichzeitiger Anwendung von direkter und indirekter Calorimetrie nachweisen lassen. Dabei sollten recht unterschiedliche Gewichte gewählt werden, um die gewichtsabhängigen, sicher sehr komplexen Änderungen der Phasenunterschiede zwischen den periodischen Funktionen sicher erfassen zu können (vgl. die ausführliche Diskussion in Aschoff 1981a). Erst wenn derartige Messungen durchgeführt sind, läßt sich die Frage beantworten, in welchem Ausmaß die Tagesgänge der Wärmebildung einerseits und der Durchgangszahl andererseits zum Gang der Körpertemperatur beitragen, und wie sich das Verhältnis zwischen den beiden Faktoren mit dem Gewicht verändert.

Zusammenfassung

Eine Übersicht über die in der Literatur veröffentlichten Daten zeigt, daß der Tagesgang der Körpertemperatur bei Säugern gewichtsabhängig ist: die Schwingungsbreite, gemessen als Differenz zwischen den täglichen Maximal- und Minimalwerten, wird im Bereich von 10 g bis 2 kg mit wachsendem Körpergewicht kleiner (Abb. 1 und 8). Zwei Faktoren sind hieran wesentlich beteiligt:

1. Die gewichtsspezifische Sauerstoffaufnahme (und somit auch Wärmebildung) hat einen Tagesgang. Die in der Aktivitätszeit α eines (ruhigen) Tieres gemessenen Werte liegen um 30 % bis 50 % über den in der Ruhezeit ϱ gemessenen Werten (Abb. 7). Sowohl die α- wie die ϱ-Werte sind negativ mit dem Körpergewicht korreliert; die sie beschreibenden Regressionsgeraden verlaufen parallel. Daraus ergibt sich eine negative Korrelation der Schwingungsbreite mit dem Gewicht (Abb. 7, rechts).
2. Die minimale Durchgangszahl, die die Bedingungen für den Wärmetransport unterhalb der Zone metabolischer Thermoneutralität beschreibt, hat einen Tagesgang. Die in α gemessenen Werte liegen um rund 50 % über den in ϱ gemessenen Werten (Abb. 9). Beide Wertegruppen sind negativ mit dem Körpergewicht korreliert, die Regressionsgeraden verlaufen parallel.

Der Tagesgang der Körpertemperatur ist eine Resultante der Tagesgänge der Wärmebildung und der Wärmeabgabe; diese haben etwa gleiche Schwingungsbreiten, sind aber gegeneinander phasenverschoben (Abb. 11). Die Abhängigkeit der Schwingungsbreite im Tagesgang der Körpertemperatur vom Körpergewicht läßt sich nicht einfach darauf zurückführen, daß für den Tagesgang der Wärmebildung eine ähnliche Abhängigkeit gilt. Es handelt sich vielmehr um ein kompliziertes Zusammenspiel zwischen den Tagesgängen der Wärmebildung und der Wärmedurchgangszahl und deren Abhängigkeit vom Gewicht.

Literatur

Aschoff, J. (1981a): Der Tagesgang der Körpertemperatur von Vögeln als Funktion des Körpergewichtes. J. Ornithol. (im Druck)

— (1981b): Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size and circadian phase. Comp. Biochem. Physiol. (in press)

— (1981c): The circadian rhythm of body temperature as a function of body size. In: A Companion to animal physiology. Ed. by Taylor, C. R.; Johansen, K.; Bolis, L., Cambridge: University Press. (in press)

Aschoff, J.; Biebach, H.; Heise, A.; Schmidt, T. (1974): Day-night variation in heat balance. In: Heat loss from animals and man. Ed. by Monteith, J.; Mount, L. F., London: Butterworth. 147–172.

Aschoff, J.; Heise, A. (1972) Thermal conductance in man: Its dependence on time of day and on ambient temperature. In: Advances in climatic physiology. Ed. by Itoh, S.; Ogata, K.; Yoshimura, H. Tokio: Igaku Shoin Ltd. 334–348.

Aschoff, J.; Pohl, H. (1970a): Rhythmic variations in energy metabolism. Fed. Proc. **29**, 1541–1552.

— (1970b): Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. J. Ornithol. **111**, 38–47.

Avargues, M.; Goudeau, H. (1962): Variations nycthémérales de la température chez le Fennec (*Fenecus zerda*, Zimm.). C. R. Société Biologie **154**, 290–292.

Balin, H.; Wass, L. S. (1968): The singificance of circadian rhythms in the search for the moment of ovulation in primates. Fertility and Sterility **19**, 228–243.

Bienkowski, P.; Marszalek, U. (1974): Metabolism and energy budget in the snow vole. Acta theriol. **19**, 55–67.

Bligh, J.; Baumann, I.; Sumar, J.; Poccot, F. (1975): Studies of body temperature patterns in South American *Camelidae*. Comp. Biochem. Physiol. **50**, 701–708.

Bligh, J.; Harthoorn, A. M. (1965): Continuous radiotelemetric records of the deep body temperature of some unrestrained African mammals under near-natural conditions. J. Physiol. **176**, 145–162.

Bradley, S. R.; Hudson, J. W. (1974): Temperature regulation in the three shrew *Tupaia glis*. Comp. Biochem. Physiol. **48A**, 55–60.

Briese, E.; Dequijada, M. (1970): Colonic temperature of rats during handling. Acta physiol. Lat. Amer. **20**, 97–102.

Chevillard-Hugot, M. C.; Müller, E. F.; Kulzer, E. (1980): Oxygen consumption, body temperature and heart rate in the coati (*Nasua nasua*). Comp. Biochem. Physiol. **65A**, 305–309.

Crowley, Th. J. (1967): Norepinephrine and serotonin effects on sleep, alertness and temperature regulation. AGARD Conference Proc. **25**, Nr. 8.

Cumming, M.; Morrison, S. D. (1960): The total metabolism of rats during fasting and refeeding. J. Physiol. **154**, 219–243.

Davis, T. P.; Yousef, M. K.; Johnson, H. D. (1978): Respiratory activity and metabolic rate of burros, *Equus asinus*: Effect of age. Comp. Biochem. Physiol. **60A**, 203–205.

Deroshia, C. W.; Winget, C. M.; Bond, G. H. (1976): Two mechanisms of rephasal of circadian rhythms in response to a 180° phase shift (simulated 12–13 time zone change). J. Interdiscipl. Cycle Res. **7**, 279–286.

Drozdz, A.; Gorecki, A.; Grodzinski, W.; Pelikan, J. (1971): Bioenergetics of water voles (*Arvicola terrestris* L.) from southern Moravia. Ann. Zool. Fennici **8**, 97–103.

Folk, G. E.; Simmonds, R. C.; Folk, M. A. (1966): Physiological observations on subarctic bears under winter den conditions. Arctic Acromedical Laboratory Technical Report 65–15.

Fuller, C. A.; Sulzman, F. M.; Moore-Ede, M. C. (1978): Thermoregulation is impaired in an evironment without circadian time cues. Science **199**, 794–796.

— (1979): Effective thermoregulation in primates depends upon internal circadian synchronization. Comp. Biochem. Physiol. **63**, 207–212.

Galbraith, J. J.; Simpson, S. (1904): Temperature variation in nocturnal and other birds. J. Physiol. **30**, Proc. XIX.

Gebczynski, M. (1964): Effect of light and temperature on the 24-hour rhythm in *Pitymys subterraneus* (de Sél Long). Acta theriol. **9**, 125–137.

Gebczynski, M.; Gorecki, A.; Drozdz, A. (1972): Metaboslism, food assimilation and bioenergetics of three species of dormice (Gliridae). Acta theriol. **17**, 271–294.

Gorecki, A. (1969): Metabolic rate and energy budget of the striped field mouse. Acta theriol. **14**, 181–190.

Grodzinski, W. (1971): Energy flow through populations of small mammals in the Alaskan taiga forest. Acta theriol. **16**, 231–275.

Hammel, H. T.; Jackson, D. C.; Stolwijk, J. A. J.; Hardy, J. D.; Stromme, S. B. (1963): Temperature regulation by hypothalamic proportional control with an adjustable set point. J. Appl. Physiol. **18**, 1146–1154.

Hansson, L.; Grodzinsky, W. (1970): Bioenergetic parameters of the field vole *Microtus agrestis* L. Oikos **21**, 76–82.

Harbert, G. M.; Cornell, G. W.; Thornton, W. N. (1970): Diurnal variation of spontaneous uterine activity in nonpregnant primates (*Macaca mulatta*). Science **170**, 82–85.

Hawking, F.; Lobban, M. C. (1970): Circadian rhythms in "Macaca" monkeys (physical activity, temperature, urine and microfilarial levels). J. interdiscipl. Cycle Res. **1**, 267–290.

Hayes, St. R. (1976): Daily activity and body temperature of the southern woodchuck, *Marmota monax monax*, in northwestern Arkansas. J. Mammalogy **57**, 291–299.

Heusner, A. (1956): Mise en évidence d'une variation nycthémérale de la calorification indépendente du cycle de l'activité chez le rat. C. v. Soc. Biol. **150**, 1246–1248.

Heusner, A. A.; Roberts, J. C.; Smith, R. E. (1971): Time as a factor in metabolic studies of *Peromyscus*. Acta Phys. Ac. Sci. Hungaricae **40**, 1–11.

Hildwein, G. (1972): Métabolism énergétique de quelques mammifères et oiseaux de la fôret èquatoriale. II. Résultats expérimentaux et discussion. Arch. Sci. Physiol. **26**, 387–400.

— (1974): Resting metabolic rate in pangolins (pholidota) and squirrels of the equatorial rain forest. Arch. Sci. Physiol. **28**, 183–195.

Holmes, C. W.; Mount, L. E. (1967): Heatloss from groups of growing pigs under various conditions of environmental temperature and air movement. Animal Production **9**, 435–452.

Honjo, S.; Fujiava, T.; Takasaka, M.; Suzuki, Y.; Imaizumi, K. (1963): Observations on the diurnal temperature variation of cynomologus monkeys (*Macaca irus*) and on the effect of changes in the routine lighting upon this variation. Jap. J. Med. Sci. Biol. **16**, 189–198.

Honma, K. I.; Hiroshige, T. (1978): Internal synchronization among several circadian rhythms in rats under constant light. Am. J. Physiol. **235**, R243–R249.

Horst, K.; Mendel, L. B.; Benedict, F. G. (1934): The effects of some external factors upon the metabolism of the rat. J. Nutrition **7**, 277–303.

Karlberg, P. (1949): The significance of depth of insertion of the thermometer for recording rectal temperature. Acta paeditr. **38**, 359–366.

Kamau, J. M. Z.; Johansen, K.; Maloiy, G. M. O. (1979): Thermoregulation and standard metabolism of the slender mongoose (*Herpestes sanguineus*). Physiol. Zool. **52**, 594–602.

Kayser, Ch.; Heusner, A. (1967): Le rythme nycthéméral de la dépense d'énergie. J. de Physiol. **59**, 3–116.

Kayser, Ch.; Hildwein, G. (1970): Le rythme circadien de la thermogenèse du hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*) réveillé et actif à la fin de l'été. C. v. Soc. Biol. **164**, 644–647.

Kleiber, M. (1947): Body size and metabolic rate. Physiol. Rev. **27**, 511–541.

Lehmann, G. (1956): Das Gesetz der Stoffwechselreduktion und seine Bedeutung. In: Handbuch der Zoologie. Ed. by Helmcke, J. G.; Lengerken, H. v.; Stark, D., Berlin: Walter de Gruyter & Co., Band **8**, 1–13.

MacArthur, R. A. (1979): Seasonal patterns of body temperature and activity in free-ranging muskrats (*Ondatra zibethicus*). Can. J. Zool. **57**, 25–33.

McNab, B. K. (1970): Body weight and the energetics of temperature regulation. J. Exp. Biol. **53**, 329–348.

— (1979): The influence of body size in the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals. Ecology **60**, 1010–1021.

— (1980): On estimating thermal conductance in endotherms. Physiol. Zool. **53**, 145–156.

McNab, B. K.; Morrison, P. (1963): Body temperature and metabolism in subspecies of *Peromyscus* from arid and mesic environments. Ecol. Monogr. **33**, 62–82.

Maiselis, M. R.; Ruttenburg, S. O. (1954): 24-Stunden-Rhythmus der Aktivität und der Körpertemperatur bei Ratten. In: Studien über periodische Veränderungen physiologischer Funktionen des Organismus. Ed. by Bykow, K. M. Berlin: Akademie Verlag. p. 129–141.

Maloiy, G. M. O. (1971): Temperature regulation in the Somali donkey (*Equus asinus*). Comp. Biochem. Physiol. **39A**, 403–412.

Meinrath, M.; D'Amato, M. R. (1979): Interrelationships among heart rate, activity, and body temperature in the rat. Physiol. Beh. **22**, 491–498.

Miles, G. H. (1962): Telemetering techniques for periodicity studies. Ann. N. Y. Acad. Sci. **98**, 858–865.

Møller, U.; Bojsen, J. (1974): The circadian temperature rhythm in Syrian hamsters as a function of the number of animals per cage. J. interdiscipl. Cycle Res. **5**, 61–69.

Moore-Ede, M. C.; Kass, D. A.; Herd, J. A. (1977): Transient circadian internal desynchronization after light-dark phase shift in monkeys. Am. J. Physiol. **232**, R31–R37.

Morishima, M. S.; Gale, C. C. (1972): Relationship of blood pressure and heart rate to body temperature in baboons. Am. J. Physiol. **223**, 387–395.

Morrison, P. R. (1948): Oxygen consumption in several small wild mammals. J. Cell. Comp. Physiol. **31**, 69–96.

Morrison, P. (1962a): Thermoregulation in mammals from the tropics and from high altitudes. In: Comparative Physiology of Temperature Regulation. Ed. by Hannon, J. P.; Viereck, E., Fort Wainswright: Arctic Aeromedical Laboratory 389–414, part **3**, 389–419.

Morrison, P. (1962b): An analysis of body temperature in the chimpanzee. J. Mammalogy **43**, 166–171

Morrison, P.; Middleton, E. H. (1967): Body temperature and metabolism in the pigmy marmoset. Folia primat. **6**, 70–82.

Morrison, P.; Ryser, F. A. (1959): Body temperature in the whitefood mouse, *Peromyscus leucopus noveboracensis*. Physiol. Zool. **32**, 90–103.

— (1960): Metabolism and body temperature in a small hibernator, the meadow jumping mouse, *Zapus hudsonicus*. J. Cell. Comp. Physiol. **60**, 169–180.

Müller, E. F. (1979): Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the slow loris (*Nycticebus coucang*, Boddaert 1785). Comp. Biochem. Physiol. **64A**, 109–119.

Noll-Banholzer, U. (1979): Body temperature, oxygen consumption, evaporative water loss and heart rate in the fennec. Comp. Biochem. Phys. **62**, 585–592.

Pearson, O. P. (1947): The rate of metabolism of some small mammals. Ecology **28**, 127–145.

Pohl, H. (1970): Zur Wirkung des Lichtes auf die circadiane Periodik des Stoffwechsels und der Aktivität beim Buchfinken (*Fringilla coelebs* L.). Z. vergl. Physiol. **66**, 141–163.

Poole, S.; Stephenson, J. D. (1977): Core temperature: Some shortcomings of rectal temperature measurements. Physiol. Behav. **18**, 203–205.

Schmidt, T. H. (1972): Thermoregulatorische Größen in Abhängigkeit von Tageszeit und Menstrualzyklus. Diss. med. Universität München.

Schmidt-Nielsen, K.; Schmidt-Nielsen, B.; Jarnum, S. A.; Haupt, T. R. (1957): Body temperature of the camel and its relation to water economy. Amer. J. Physiol. **188**, 103–112.
Simpson, S.; Galbraith, J. J. (1908): Observations on the normal temperature of the monkey and its diurnal variation, and on the effect of changes in the daily routine on this variation. Trans. Roy. Soc. Edinburgh **45**, 65–104.
Smith, M. H.; Criss, W. E. (1967): Effect of social behavior, sex, and ambient temperature on the endogenous diel body temperature cycle of the old field mouse *Peromyscus polionotus*. Physiol. Zool. **40**, 31–39.
Spencer, F.; Shirer, H. W.; Yochim, J. M. (1976): Core temperature in the femals rat: effect of pinealectomy or altered lighting. Am. J. Physiol. **231**, 355–360.
Stscherbakowa, O. P. (1954a): 24-Stunden Periodik physiologischer Funktionen bei einigen Säugetierordnungen. In: Studien über periodische Veränderungen physiologischer Funktionen des Organismus. Ed. by Bykow, K. M., Berlin: Akademie Verlag. p. 13–39.
— (1954b): Experimentelle Untersuchungen über den 24-Stunden-Rhythmus physiologischer Funktionen bei Affen. In: Studien über periodische Veränderungen physiologischer Funktionen des Organismus. Ed. by Bykow, K. M., Berlin: Akademie Verlag. p. 40–61.
Sundsten, J. W. (1969): Alterations in water intake and core temperature in baboons during hypothalamic thermal stimulation. Annal. N. Y. Acad. Sci. **157**, 1018–1029.
Tertil, R. (1972): The effect of behavioural thermoregulation on the daily matabolism of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). Acta theriol. **17**, 295–313.
Wang, L. C. H. (1972): Circadian body temperature of Richardson's ground squirrel under field and laboratory conditions: A comparative radio-telemetric study. Comp. Biochem. Physiol. **43A**, 503–510.
Weigold, H. (1979): Körpertemperatur, Sauerstoffverbrauch mit Herzfrequenz bei *Tupaia belangeri* Wagner, 1841, im Tagesverlauf. Z. Säugetierkunde **44**, 343–353.
Wunder, B. A. (1970): Temperature regulation and the effects of water restriction on Merriam's chipmunk, *Eutamias merriami*. Comp. Biochem. Physiol. **33**, 385–403.
Yousef, M. K.; Dill, D. B. (1969): Resting metabolism and cardiorespiratory activity in the burro *Equus asinus*. J. Appl. Physiol. **27**, 229–232.
Yunis, E. J.; Fernandes, G.; Nelson, W.; Halberg, F. (1974): Circadian temperature rhythms and aging in rodents. In: Chronobiology. Ed. by. Scheving, L. E.; Halberg, F.; Pauly, J. E. Stuttgart: Georg Thieme Publ. 358–363.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Jürgen Aschoff, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, D-8138 Andechs

Daten zur Mortalität des Igels *(Erinaceus europaeus)*, *verursacht durch den Straßenverkehr*

Von J. Reichholf und J. Esser

Zoologische Staatssammlung München

Eingang des Ms. 12. 10. 1980

Abstract

Road mortality of hedgehogs (Erinaceus europaeus)

Studied were the conditions of traffic-caused death in the hedgehog.

The results of a five-year's-count of hedgehogs killed on the road between Munich and Passau on a stretch of 150 km showed no significant decrease of numbers but a marked difference in the frequency of casualities in dependence of time, of season and type of adjacent habitat. The general average amounts to one hedgehog killed per km per year, but with 0,6 specimens/km/yr, figures are much lower along the stretches of open arable land (60,7 % of the total length) than within small villages (less than 1 km in diameter) or the outskirts of larger ones where 5.0 to 5.3 specimens/km/yr have been recorded. The central parts of the larger villages gave the lowest values with 0.4 hedgehogs/km/yr. Along 8.8 % of the total distance, therefore, as many as 86 % of the 729 hedgehogs found killed on the

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4604-0216 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 216–222

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

road were concentrated. According to this high figure one cannot exclude any longer the possibility of road mortality becoming the key factor in the population dynamics of the local stocks of hedgehogs around the small villages which provide the optimal habitat conditions obviously. The highest losses occur in June (cf. fig.) but there is also a secondary peak in October just before the onset of hibernation.

Einleitung

Die jährlichen Verluste von Igeln in Mitteleuropa werden in Größenordnungen zwischen Hunderttausenden und Millionen auf den Straßen überfahrener Individuen hochgerechnet (z. B. König 1963). Doch bei der geringen Zahl verfügbarer Daten über die Siedlungsdichte und über die jahreszeitliche wie streckenmäßige Verteilung der Igelverluste lassen sich noch kaum schlüssige Überlegungen anstellen.

Mit diesem Beitrag wollen wir daher versuchen, anhand umfangreicherer Daten aus fünf Jahren und den Ergebnissen einer längeren Teststrecke quantitativ verwertbares Material für diesen Fragenkomplex bereitzustellen und auf die jahreszeitliche und streckenmäßige Verteilung hin zu analysieren. Dies erscheint insbesondere zur kritischen Sichtung und Wertung von Kurzzeit- und Kurzstreckenerhebungen notwendig, da die Qualität der Hochrechnungen in hohem Maße von der Repräsentanz des Ausgangsmaterials abhängt. Zudem sollen die Daten Hinweise auf unterschiedliche Siedlungsdichte des Igels in verschiedenen Lebensraumtypen des Voralpenlandes geben.

Untersuchungsgebiet

Die Erhebungen erfolgten im südlichen Bayern zwischen München und Passau, größtenteils auf der Bundesstraße 12 mit den angrenzenden Verbindungsstrecken nach München-Nymphenburg bzw. nach Aigen am Inn. Die Trasse verläuft weitgehend in West-Ost-Richtung und hat eine Länge von 150 km. 60,7 % davon werden von offenen, landwirtschaftlich genutzten Fluren, 26,7 % von Siedlungen und 12,6 % von Wald eingenommen. Die Höhenlage schwankt zwischen 320 und 580 m NN. Die Strecke ist stark befahren mit Spitzen am Freitagnachmittag und Sonntagabend/Montagmorgen.

Material und Methode

Der Auswertung liegen 480 Fahrten von J. Reichholf zwischen 1. 1. 1976 und 31. 12. 1980 zugrunde. 424 davon sind „Wochenendfahrten“, d. h. sie erfolgten entweder am Freitag oder am Montag; der Rest verteilt sich über die anderen Tage der Woche. Dabei wurden 729 überfahrene Igel registriert. Der Erfassungsgrad dürfte verhältnismäßig hoch liegen, wenngleich die tatsächliche Zahl der überfahrenen Igel dadurch nicht sicher erkennbar wird. Als zusätzliche Bemessungsgrundlage wurde die während der Woche zweimal täglich befahrene Teilstrecke zwischen Anzing und München herangezogen. Sie ergab nur 9 % mehr bei Berücksichtigung der täglichen Kontrollen als die beiden Hauptfahrten pro Woche. Es sollten daher rund 90 % der tatsächlich überfahrenen Igel auf der Gesamtstrecke erfaßt worden sein. Dies ist ein vergleichsweise hoher Erfassungsgrad für eine so lange Strecke. Die einzelnen Ergebnisse können daher vor dem Hintergrund einer etwa 90 %igen Erfassungsgenauigkeit gewertet werden.

Schon vor Beginn der systematischen Erfassung überfahrener Tiere ergab sich der Eindruck recht ungleichmäßiger Verteilung der Verkehrsopfer entlang der Probestrecke. Es wurden deshalb folgende Zusatznotizen zu den überfahrenen Igeln mit aufgenommen:

FL = beidseitig der Straße am Fundort des toten Igels offene Feldflur (Äcker oder Wiesen)

WA = einseitig oder beidseitig angrenzender Wald von mindestens 100 m Länge (nach Laub- oder Nadelwald wurde nicht getrennt)

SI = Siedlungen (Durchfahrt oder einseitig angrenzend). Hierzu wurde vermerkt ob der Fund im Zentralbereich größerer Siedlungen von mehr als 1 km Durchfahrtstrecke oder am Siedlungsrand erfolgte. Dieser wurde mit ± 100 m vom tatsächlichen Ortsrand gewertet.

Ergebnisse

Verteilung über die Untersuchungsjahre

Die 729 registrierten Igel entlang der Kontrollstrecke verteilen sich so regelmäßig über die fünf Untersuchungsjahre, daß keine Tendenz zur Zu- oder Abnahme erkennbar ist (Tab. 1). Der Korrelationskoeffizient ist mit – 0,12 gering und nicht gesichert.

Die Daten von Tab. 1 ergeben einen Mittelwert von 146 überfahrenen Igeln pro Jahr, was ziemlich genau 1 Igel pro Kilometer und Jahr entspricht.

Tabelle 1

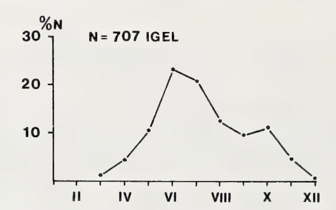
Anzahl überfahrener Igel in den fünf Untersuchungsjahren 1976 bis 1980

Jahr	1976	1977	1978	1979	1980	∅
Anzahl	148	170	154	101	156	146

Jahreszeitliche Verteilung

Die Igel unterliegen in ihrer Aktivität einem ausgeprägten Jahresgang, der sich ganz klar in den Befunden überfahrener Exemplare äußert. Die Abbildung zeigt den Kurvenverlauf. Die Werte betreffen die 707 Totfunde zwischen 1. 1. 1976 und 30. 9. 1980. Sie wurden anhand der Monatsdurchschnittswerte auf Prozentzahlen zur besseren Vergleichbarkeit umgerechnet. Mit 34,6 überfahrenen Igeln liegt das Maximum im Juni. Es entspricht mit 23,6 % fast einem Viertel der jährlichen Verlustquote auf der Straße. Mit 11,3 % zeichnet sich im Oktober nochmals ein Nebenmaximum ab, das vielleicht die gesteigerte Aktivität der ♀ vor dem Aufsuchen der Winterquartiere anzeigt (Göransson et al. 1976).

Die Aktivität beginnt im Frühjahr schneller als sie im Spätherbst endet. Dadurch ergibt sich ein rechtssteiler Verlauf der Verteilungskurve.



Jahreszeitliche Verteilung der Igelfunde auf der Teststrecke zwischen München und Passau von 1976 bis 1980

Die Randdaten liegen zwischen Mitte März und Anfang April für die ersten Totfunde und streuen im Spätherbst entsprechend dem Verlauf der Witterung bis zum Jahresende hin. Tab. 2 zeigt die bisherigen Randdaten für die fünf Jahre.

Aufteilung auf Biotoptypen

Für 689 Igel wurden hinreichend präzise Angaben getroffen, die eine eindeutige Zuordnung zu einem der drei Haupttypen von Biotopen (Freie Fluren, Wald und Siedlungsbereiche) ermöglichen. Tab. 3 gibt die Verteilung. Dem Befund ist die Erwartung gegenübergestellt, die sich aus dem zugehörigen Streckenanteil bei gleichmäßiger Verteilung der überfahrenen Igel ergibt.

Die Daten zeigen ganz klar, daß keineswegs eine gleichmäßige Verteilung der überfah-

Tabelle 2

Erst- und Letztdaten überfahrener Igel

1976	1977	1978	1979	1980
29. III.	21. III.	4. IV.	16. III.	1. IV.
2. XII.	11. XI.	28. XII.	18. XII.	19. XI.

renen Igel vorliegen kann. Für den Siedlungsbereich fallen die Mengen mit einer positiven Abweichung um 104 % doppelt so hoch wie erwartet aus. In der freien Feldflur erreichen sie dagegen nur gut die Hälfte des Erwartungswertes, was auch für den Wald gilt. Beide Biotopkategorien liegen deutlich um 39 bzw. 35 % schlechter als von den Streckenanteilen her zu erwarten wäre. Die Abweichungen sind hochsignifikant. Sie ziehen markante Unterschiede in der Streckenbilanz überfahrener Igel nach sich.

So entfallen auf die freie Feldflur und den Wald etwa 0,6 Ex./km/Jahr, auf die Siedlungen aber 2 Ex./km/Jahr, also gut das Dreifache. Beide Abweichungen vom Gesamtmittel von etwa 1 überfahrenen Igel pro Kilometer und Jahr sind gesichert. Daraus folgt, daß man die ungleichmäßige Verteilung aufgrund unterschiedlicher Anteile der Biotoptypen bei Extrapolationen von Streckenzählungen berücksichtigen muß.

Tabelle 3

Verteilung der überfahrenen Igel auf Biotoptypen

	SI	FL	WA	Summe
B	376	256	57	689
E	184	418	87	689

(B = Befund) und Erwartungswerte (E). SI = Siedlungsbereich; FL = Feldflur; WA = Wald

Detailanalyse für den Siedlungsbereich

Die Daten der Jahre 1979 und 1980 erlauben noch eine weitergehende Aufgliederung der überhöhten Todesraten der Igel im Siedlungsbereich im Vergleich zur freien Flur. Sie beziehen sich auf 137 genau protokollierte Totfunde zwischen 16. 3. 1979 und 30. 9. 1980.

Die „Siedlungen" wurden in zwei Kategorien aufgeteilt: Kleine Siedlungen mit bis zu 1 km Durchfahrtstrecke und größere Siedlungen mit mehr als 1 km Strecke. Mit 13 größeren und 19 kleineren sind die Einzelwerte von der Zahl her vergleichbar, jedoch von der Gesamtstrecke her deutlich unterschieden.

Tabelle 4

Gefundene (B) und erwartete (E) Anzahl überfahrener Igel in größeren (n = 13 L = 32 km) und kleineren (n = 19 L = 8 km) Siedlungen

	Siedlung > 1 km	≤ 1 km
B	67	70
E	110	27

Die ermittelten Zahlen toter Igel sind daher nicht unmittelbar vergleichbar (67 bzw. 70), sondern müssen auf die Strecken bezogen werden. Tab. 4 stellt auch hier Befund und Erwartung gegenüber.

In den kleinen Siedlungen (Dörfern) werden gut doppelt so viele Igel überfahren, als ihrem Streckenanteil entsprechen würde. Bei den größeren konzentrieren sich die Totfunde im Randbereich, denn von den 67 registrierten Igeln fanden sich 48 in der Randzone und nur 19 im Kernbereich. In der Randzone lag die Quote zweieinhalbmal so hoch wie im Kernbereich.

Diese Detaildaten ermöglichen nun eine vergleichende Betrachtung der Streckenquoten pro Kilometer und Jahr für die verschiedenen Abschnitte der Straßen. Sie liegen mit 0,6 Ex./km/Jahr in der freien Landschaft sehr niedrig und sind mit 5,0 bzw. 5,3 Ex./km/Jahr in den kleinen Orten bzw. im Randbereich der größeren Siedlungen am höchsten. Alle Siedlungen zusammengenommen erreichen die bereits angegebenen 2,0 Ex./km/Jahr, aber dazu steuern die größeren Siedlungen mit 1,2 Ex./km/Jahr weniger bei, weil ihre Kernzonen mit 0,4 Ex./km/Jahr das Minimum beinhalten, das sogar noch unter dem Wert der freien Feldflur bei dieser Art der Aufteilung liegt. Gegenüber diesen Werten steigt die Quote in den kleinen Dörfern und Randbereichen auf fast das Zehnfache: Tab. 5 stellt die Werte vergleichend zusammen.

Tabelle 5

Abhängigkeit der Quote überfahrener Igel von der Art des Biotops

FL = 0,6	SI-klein = 5,0	
WA = 0,64	SI-groß = 1,2 –	Kernbereich = 0,4
SI = 2,0		Randbereich = 5,3

Dieser Vergleich unterstreicht, wie lokalisiert hohe Quoten überfahrener Igel auftreten. Die entscheidenden Zonen nehmen an der Gesamtstrecke von 150 km mit insgesamt 13,2 km nur 8,8 % ein. Doch auf diesen weniger als 10 % konzentrieren sich 86 % der überfahrenen Igel (!).

Diskussion

Hinreichend präzise und längerfristige Untersuchungen des Straßentodes bei Igeln finden sich in der Literatur nur wenige. Die umfassende Zusammenstellung von Schoenemann (1977) konzentriert sich auf die Jagdwildarten und behandelt den Igel nur am Rande. Die gebotenen Daten lassen sich nicht unmittelbar vergleichen, weil in der Regel ein klarer Bezug fehlt. So wurden die Zählungen von Vauk (1964) auf einer Fahrt von Eckernförde nach Passau einfach auf Jahresquoten umgerechnet, was den zweifellos viel zu hohen Wert von 10 überfahrenen Igeln pro Kilometer und Jahr ergibt. Gerade solche Extrapolationen laufen mit Sicherheit in die falschen Dimensionen, weil sie wesentliche Größen des Jahresganges und der Biotopabhängigkeit der Mortalität nicht in Rechnung stellen. Mit dieser Methode würde beispielsweise das Ergebnis der Kontrollfahrt vom 4. August 1980, das 10 überfahrene Igel auf der B 12 zwischen Aigen und München ergab, sogar 24,4 Igel/km/Jahr bedeuten. Im Vergleich zum tatsächlichen Befund wäre dies eine nahezu 25fache Überhöhung. Die gleiche Problematik dürfte auch auf die anderen Werte zutreffen, die Schoenemann (1977) für den Igel errechnete. Sie streuen zwischen den genannten 10,0 und 0,47 Igeln/km/Jahr, wobei die Daten von Rettig (1965) mit 1,9 Igeln/km/Jahr in abwechslungsreicher Kulturlandschaft mit Gebüsch und die 1,1 Igel/km/Jahr von Geil (zit. in Schoenemann 1977) auf 60 Straßenkilometern in einem Jahr am ehesten den Verhältnissen gerecht werden dürften.

Einen besseren Vergleich ermöglichen die Daten von Hodson (1966), der für eine 2 Meilen lange Strecke in England mit abwechslungsreicher Feldflur (Hecken, Gräben, Gebüsch) und einem kurzen Waldstück aus zweijähriger Untersuchung 2,3 Igel/km/Jahr errechnete. Dieser Wert nimmt eine mittlere Position zwischen unserer vergleichsweise ausgeräumten Feldflur und den Kleinsiedlungen ein. Er kann durchaus als Bezugswert für frühere Verhältnisse angenommen werden, da die Erhebungen von Heinrich (1978) in Schleswig-Holstein mit 2,9 überfahrenen Igeln/km/Jahr einen recht ähnlichen Wert lie-

fern. Auch hier handelt es sich um eine verhältnismäßig deckungsreiche Strecke („relativ deckungsreich" und „aufgelockerte Bebauung" nehmen 55 % der 43,2 km langen Teststrecke zwischen Kiel und Schleswig ein). Die Kategorie „aufgelockerte Bebauung" ergab 3 Igel/km/Jahr; ein Wert der deutlich über den 2 Igeln/km/Jahr für relativ deckungsarme Streckenabschnitte liegt, die jedoch nur kurze Zwischenstücke darstellen.

Die besten Vergleichswerte sind aber der Studie von GÖRANSSON et al. (1976) zu entnehmen. Tägliche Kontrollen der Strecke zwischen Lund und Revinge in Schweden (16,5 km) von 1972 bis 1975 ergaben 1,7 Igel/km/Jahr für die Gesamtstrecke und 6,9 Igel/km/Jahr für den Teilbereich der Siedlungen. Hier wurden 81 % aller Igel überfahren, was einer ähnlichen Konzentration wie bei unseren Untersuchungen entspricht. Mit 0,4 überfahrenen Igeln/km/Jahr liegt das offene Farmland gleichfalls sehr niedrig. Die Befunde stimmen erstaunlich präzise mit unseren überein: Siedlungsbereich 6,9 bzw. 5,3 und offenes Farmland 0,4 bzw. 0,6 Igel/km/Jahr! Der geographische Unterschied von mehr als 1000 km Luftlinie Entfernung und viel härteren Wintern in Schweden kommt dagegen kaum zum Tragen! Nur die Aktivitätszeit zeigt sich bei den schwedischen Igeln um über drei Monate verkürzt.

Mit diesen unterschiedlichen, klar biotopabhängigen Verlustquoten stellt sich natürlich die Frage, inwieweit sie als Index für die Bestandsdichte des Igels gewertet werden können.

Die Lebensraumansprüche des Igels beinhalten als wesentliche Elemente „kurzrasige" Beschaffenheit der Bodendecke, welche die Jagd nach Regenwürmern, Schnecken und größeren Insekten ermöglicht, und dazu geeignete Verstecke und Quartiere für den Winterschlaf bzw. für die Tagesrast. Solche Biotopelemente finden sich in viel stärkerem Maße im Randbereich der Siedlungen (Gärten, Gebüsch etc.) als in der ausgeräumten Feldflur oder in den gepflegten Wirtschaftswäldern. Wir halten es daher für berechtigt, eine direkte Abhängigkeit der Verlustquote im Straßenverkehr von der Siedlungsdichte des Igels anzunehmen. Die mittlere Anzahl überfahrener Igel pro Straßenkilometer und Jahr sollte einen Index für die relative Siedlungsdichte im zugehörigen Lebensraum darstellen. Falls diese Annahme zutrifft, bedeutet dies, daß der Igel aufgrund der sehr hohen Verlustquoten im schmalen Siedlungsrandbereich oder in den kleineren Siedlungen doch erheblich stärker gefährdet weden kann, als man dies bisher annahm. Nach GÖRANSSON et al. (1976) umfaßte die Igelpopulation in der etwa 1 km^2 großen Siedlung Revinge 23 bis 27 Exemplare. Der dortige Verlust durch den Straßenverkehr bedingte eine Mortalität von 17–22 %.

Da aber die Gesamtmortalität pro Jahr mit 60 % angegeben wird, bedeutet diese straßenverkehrsbedingte Sterblichkeit keine Beeinträchtigung der Bestandsdynamik. Bezogen auf die von uns untersuchte Gesamtstrecke dürfte dies ebenfalls Gültigkeit haben, denn die „Jahresstrecken" überfahrener Igel gingen in den fünf Untersuchungsjahren nicht zurück.

Anders sehen die Verhältnisse aber aus, wenn wir kleinere Orte unter 1 km Straßenlänge betrachten. Für unsere Untersuchungsstrecke liegt der Mittelwert bei 0,6 km, was einer durchschnittlichen Flächengröße von 0,2 km^2 entspricht. Legt man die gleiche Siedlungsdichte beim Igel mit 25 Tieren/km^2 zugrunde, dann bleiben im Schnitt von den fünf hier lebenen Igeln drei auf der Strecke, was 60 % Gesamtsterblichkeit pro Jahr ausmacht. Schon geringe Überschreitungen dieser Quote müssen sich daher negativ auf die Bestandsentwicklung auswirken. Eine Gefährdung der lokalen Igelbestände in Kleinsiedlungen und im Randbereich größerer Siedlungen erscheint daher durchaus möglich. Für zuverlässige Aussagen hierzu bedarf es aber genauer Bestimmungen der Siedlungsdichte.

HANSEN (1969) kalkulierte für den Zeitraum September 1957 bis August 1958 eine Gesamtstrecke von 120 000 überfahrenen Igeln in Dänemark. Sechs Jahre später war dieser Wert auf 70 000 Stück abgesunken. Er schließt daraus, daß die hohe Verlustquote auf den Straßen bestandsdynamisch wirksam geworden ist.

Für die Frage nach der Übertragbarkeit der Befunde liegen zum Vergleich die umfang-

reichen Erhebungen des ADAC aus Nord- und Nordwestdeutschland vor, die von Knierer (1967) ausgewertet worden sind. Da sie jedoch keine Streckenkilometerangaben enthalten, lassen sie sich nicht unmittelbar umrechnen. Doch 31 Totfunde im „bebauten Gelände“ gegenüber 45 auf Land- und Bundesstraßen weisen deutlich in die gleiche Richtung. Wir halten daher die Befunde für grundsätzlich übertragbar.

Zusammenfassung

Fünfjährige Zählungen der überfahrenen Igel auf einer 150 km langen Teststrecke zwischen München und Passau ergaben keine abnehmende Tendenz, aber ausgeprägte jahreszeitliche und biotopbedingte Unterschiede in der Häufigkeit. Der Gesamtdurchschnitt beläuft sich auf 1 Igel/km/Jahr, aber die freien Fluren, die 60,7 % der Strecke bilden, wiesen mit 0,6 Ex./km/Jahr einen vergleichsweise geringen Wert auf. In kleinen Siedlungen (Durchfahrtstrecke unter 1 km) und am Rande größerer gehen die Werte auf 5,0 bzw. 5,3 Igel/km/Jahr hoch, während die zentralen Abschnitte in größeren Siedlungen mit 0,4 Ex./km/Jahr das Minimum bilden. Daraus ergibt sich, daß 86 % der 729 überfahren registrierten Igel auf nur 8,8 % der Strecke zu finden waren. Bei dieser Höhe der Verlustquoten ist nicht auszuschließen, daß die verkehrsbedingte Mortalität lokal zum bestandssteuernden Faktor wird. Im Jahresgang liegt der Gipfel der Verluste im Juni. Ein Nebenmaximum deutet sich für den Oktober an.

Literatur

Göransson, G.; Karlsson, J.; Lindgren, A. (1976): Igelkotten och biltrafiken. Fauna och Flora **71**, 1–6.
Hansen, L. (1969): Trafikdøden i den danske dyreverden. Dansk orn. for. tidsskrift **63**, 81–92.
Heinrich, D. (1978): Untersuchungen zur Verkehrsopferrate bei Säugetieren und Vögeln. Die Heimat (Neumünster) **85**,; 193–208.
Hodson, N. L. (1966): A survey of road mortality in mammals. J. Zool. (London) **148**, 576–579.
Knierer, W. (1967): Untersuchungen über Tierverluste durch den Straßenverkehr. Z. Jagdwiss. **13**, 159–164.
König, D. (1963): Der Igel, *Erinaceus europaeus* L., als Verkehrsopfer. Faun. Mitt. Norddeutschland **2**, 236–237.
Rettig, K. (1965): Tierverluste auf Autostraßen. Orn. Mitt.**17**, 233–234.
Schoenemann, W. (1977): Wildunfälle im Straßenverkehr. Zool. Beitr. N. F. **23**, 169–219.
Vauk, G. (1964): Über die Höhe der Tierverluste auf unseren Straßen. Pirsch **16**, 73–74.

Anschrift der Verfasser: Dr. Josef Reichholf und Dr. Joachim Esser, Zoologische Staatssammlung München, Maria-Ward-Str. 1 b, D-8000 München 19

The activity of *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae) in the field and in captivity

M. Genoud and P. Vogel

Institut de Zoologie et d'Ecologie animale, Université de Lausanne, Suisse

Receipt of Ms. 8. 9. 1980

Abstract

Studied was the activity of the shrew *Crocidura russula* in the field (by radioactive tracking) and in laboratory (by continuous recording of nest temperature and by video). Under natural conditions, the total daily activity remained nearly constant throughout the year accounting for about 33 % of the total time. Activity was polyphasic and showed a daily rhythm; on an average, one activity phase occured every two hours and lasted 36 min. The activity periods of captive shrews were generally shorter, but always more frequent, and the total daily activity of captive shrews was much lower in

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4604-0222 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 222–232

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

winter. Two experiments carried out in the field on shrews artificially fed, demonstrated that under natural conditions, foraging takes a major part of the winter activity. The activity patterns of *Crocidura russula* are compared with those of another European shrew, *Sorex araneus.*

Introduction

The activity of the Soricidae in the field is still little known. Most of the existing data are the result of indirect observations, coming either from trapping experiments during which the traps were visited at regular intervals (Spencer-Booth 1963; Shillito 1963; Rood 1965; Pernetta 1973, 1977; Bäumler 1975; Newman 1976), or from recordings made in places frequented by the shrews (Ingles 1960; Doucet and Bider 1974). Most of these data give some information on the rhythm of activity, and some show an influence of climatic factors on the activity. However, only the observations of Karulin et al. (1974) on *Sorex araneus,* based on radioactive tracking, provide time budgets of free-living shrews.

Laboratory studies are much more numerous. The genera *Sorex* and *Blarina* among the Soricinae, as well as *Crocidura* and *Suncus* among the Crocidurinae have been extensively studied (lit. in Vogel et al. 1981). Unfortunately, the observations often relate to limited periods and have sometimes been made under poorly described circumstances; experimental conditions undoubtedly have a determining influence on the activity. Furthermore, the results of Karulin et al. (1974) suggest differences in the activity of captive and free-living shrews, hence information obtained on captive animals should be interpreted cautiously.

Crocidura russula (Hermann, 1780) is widespread in Europe. Its metabolic rate is similar to that of the other Crocidurinae which, for the most part, inhabit the paleotropical region. On the other hand, metabolism in this species differs distinctly from that of the sympatric Soricinae (Vogel 1976). The physiological and behavioural mechanisms which influence the energy budget of this species in the temperate zone, especially during the winter period, are therefore of particular interest. The activity patterns and the total daily activity are important behavioural adaptations by which a species copes with its environment. Up to the present time, these adaptations have been only little described in *Crocidura russula* (Saint Girons 1959, 1966; Godfrey 1978; Vogel et al. 1981).

Material and methods

Observations under natural conditions

Observations in the field have been carried out within two populations followed regularly by live-trapping, at Bassins (750 m) and Préverenges (375 m) in Switzerland. The first locality has been previously described (Genoud and Hausser 1979). Préverenges consists of houses separated by parks and gardens, and the population studied lives in thuya and hornbeam hedges bordering lawns.

Shrews were weighed, sexed, marked by means of an auricular ring bearing a filament of radioactive tantalum (^{182}Ta), and followed continually during over 24 h (Genoud and Hausser 1979). As a rule, the observations made during the two hours following marking (effected under light anaesthesia) were not retained: in certain experiments, this period seemed to show an intensification of the activity, probably due to the stress that inevitably accompanies marking. With this restriction, it can be accepted that the impact of the method on the behavioural parameters observed is negligible. Barbour and Harvey (1968) noticed no significant differences in the activity of unmarked and radioactive tag-carrying rodents. The duration of each of our experiments was reduced to a minimum to limit the dose received by the shrews. The ring seemed to be sufficiently light (0.1 g) not to hamper them in any way. A control-experiment was implemented to detect any possible effect of the observer on the activity of the individuals followed. Following a typical experiment (no 4), 10 Geiger-Müller probes were set out throughout the home range of the marked shrew. In this way, its activity was automatically recorded for 5 additional days by means of a device described by Airoldi (1979). No influence of the observer was detectable (table 1, experiments no 4 and 4c).

As a rule, absence from nest was considered to be an indicator of activity; however, complete

immobility of more than 10 min outside a nest was interpreted as a rest. The microclimatic conditions in the places frequented by the shrews were recorded during the course of each experiment. The temperature of the soil (– 10 cm) near the nests, and the ambient temperature in the litter (+ 2 cm) were recorded. The mean ambient (litter) temperature was used to characterise the general thermal conditions during each experiment.

Complementary experiments in the field

In certain habitats, *Crocidura russula* regularly takes advantage of man-made sites which offer favourable energetic conditions (Genoud and Hausser 1979); it therefore seemed worthwhile to study the activity of individuals under conditions made extremely favourable artificially. Two shrews, given ad libitum access to minced meat at a feeding station on their home ranges, were marked (on 6. 9. 1978 and from 27. to 31. 1. 1980). Feeding started a week before marking for the summer experiment. The individual marked in winter was fed from October; its feeding point was not supplied on the last day of the experiment (31. 1. 1980).

Observations in captivity

Four individuals (2 males and 2 females) born in captivity in June 1976, were followed intensively for one year: monthly recordings of their activity constitute the basis of our captivity study. Twenty-two supplementary recordings were made at various times of the year on 22 individuals captured in the field and acclimatised to captivity for at least one month.

Captive shrews were maintained individually in cages measuring 30 × 50 cm, and kept in a room exposed to the natural climatic fluctuations (temperature, humidity, light). Each cage had an earth and peat floor and a wooden nest (5.5 × 5.5 × 4.5 cm) filled with dry hay. Water and food (a mixture mostly consisting of minced meat) were always available ad libitum.

All the observations were made under climatic conditions similar to those of the field. The recordings of the activity of the 4 individuals followed for one year were performed while the animals occupied their normal cage and room; the other individuals (supplementary recordings) were transferred to a new cage (similar to that in which they were normally kept) at least 2 days before the recordings.

The activity (= absence from nest) of the shrews was studied by means of the continuous recording of nest temperature (Vogel 1974). Each recording lasted on an average 4 to 5 days and was accompanied yy a check of the physical condition of the studied shrew and by measurements of the climatic conditions. Moreover, 17 of the supplementary recordings, evenly distributed over the annual cycle, were accompanied by a study of the behaviour during activity. During these recordings, 2 samples of 30 min activity (one during the night and one during the day) were filmed by means of a video installation equiped with an infra-red camera. During the night, a dim red lamp gave suitable illumination. The activity was divided into "displacements" and "stations" (no displacement for more than 10 sec); different stations for different functions were distinguished: water and food intake, self-grooming, stationary exploration (digging, olfactory exploration, etc.), rest, short visits to the nest. This last behaviour, frequent when the activity rate was high, led us to define arbitrarily rest as a presence in the nest of more than 2 min.

Results

Activity under natural conditions

The 13 experiments carried out under natural conditions took into account most of the situations met with by the species in both localities (season, temperature, physiological condition). They were divided into 5 relatively homogeneous seasonal groups (table).

The total daily activity (t.d.a., table) remained fairly constant throughout the year. It was independent of the mean ambient temperature in the litter (figure 1): the correlation and regression coefficients (0.16 and 2.0 min/°C) were not statistically significant ($P > 0.05$). On an average, the shrews were active for 478 min each day (33 % of the time). Only group 4, with slightly lower values, differed appreciably from the others; however, the data are insufficient for this divergence to be interpreted. The standard deviations of t.d.a. in the 13 experiments (92 min) and in the experiments 4 and 4c (6 d of continuous observation of the same shrew) (76 min) differ only little; hence, most of the variability of t.d.a. may be due to fluctuations which occur from day to day in the activity of each individual.

Table

Principal characteristics of the experiments carried out under natural conditions

Seasonal group	Experiment	Date	Mean ambient temperature in the litter (°C)	Sex	Weight (g)	t.d.a. (min)	d.r.a. (min/h)	n.r.a. (min/h)
1. summer, young	1	15. 08. 79	21.3	♀	10.1	592	8.6	48.6
	2	20. 09. 79	18.0	♂	11.8	399	20.2	12.6
2. autumn, individuals of the year	3[1]	12. 10. 77	11.5	♂	12.0	626	29.9	22.8
	4	25. 10. 79	12.3	♀	9.0	481	19.4	20.6
	4[2]	26.–30. 10. 79	8.6			431 ± 82	18.9 ± 6.7	17.3 ± 3.7
	5[1]	09. 11. 77	12.1	♀	11.8	419	7.2	24.3
3. wintering individuals	6[1]	30. 11. 77	−4.0	♂	11.0	459	0.2	32.6
	7[1]	21. 12. 77	5.2	♂	11.5	536	18.4	24.5
4. spring, adults	8	27. 03. 79	9.4	♀	12.7	298	1.9	24.0
	9	26. 04. 79	8.6	♀, lac	11.4	430	8.5	31.5
5. summer, adults	10	30. 05. 79	17.9	♂	12.0	595	19.2	35.3
	11	18. 07. 78	20.0	♂	15.5	418	10.8	29.5
	12	18. 07. 79	20.6	♀	14.4	468	18.5	21.3
	13	06. 09. 79	16.1	♂	11.8	499	12.5	30.8

t.d.a. = total daily activity; d.r.a. = mean diurnal hourly rate of activity; n.r.a. = mean nocturnal hourly rate of activity; lac. = lactating female
[1] Experiments carried out at Bassins. – [2] Control experiment (5 d, means and standard deviations)

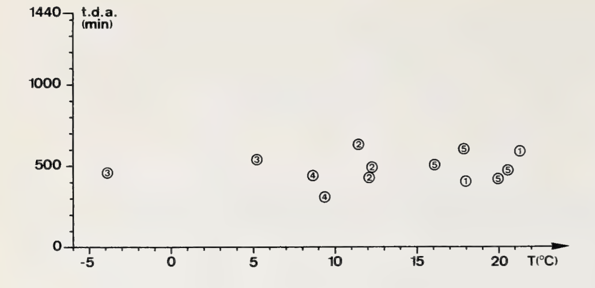


Fig. 1. Total daily activity (t. d. a.) in *Crocidura russula* in the field, in relation to the mean ambient temperature in the litter (T). The seasonal group (according to the table) is indicated for each experiment

The daily activity showed a polyphasic pattern (figure 2). 12.7 ± 2.3 ($\bar{x}$ ± SD) periods of activity occured each day (9 to 17), on an average slightly more than one every 2 h. They lasted on an average 36 min (1 to 222 min) and were generally longer at night than at day (on average 45 min against 29 min). Very short activity periods (less than 5 min) were often observed at day; during these, the shrews probably left their nest only for urination and defecation. The periods of rest had a very variable length (4 to 602 min), the mean being 74 min; they were generally shorter at night than at day (on average 55 against 95 min).

The intensity and position of the activity peaks over 24 h varied from one experiment to another; some fluctuations also occured from day to day in the same shrew (control-experiment, table). Meteorological conditions are likely to be partly responsible for these variations, as was shown in experiment no 1, where almost continuous nocturnal activity (table and figure 2) was probably due to a shower which occured at dusk (following 3 weeks without rain). However, in most cases the activity showed a daily rhythm characterised by a nocturnal maximum and a diurnal minimum, usually in the morning. This rhythm is reflected in the day-time and the night-time hourly rates of activity (table, d.r.a. and n.r.a.), of which the respective means (13.5 ± 8.4 min/h and 27.6 ± 8.8 min/h) are significantly different ($P < 0.01$). Only 2 experiments showed a higher activity rate at day than at night. The diurnal and nocturnal activity rates are independent of the mean ambient temperature in the litter: the correlation and regression coefficients are not significant ($P > 0.05$). Nevertheless, the mean activity profiles established for the different seasonal groups allow us to point out some seasonal trends in the temporal organisation of the activity (figure 3). In winter and in spring, a single nocturnal peak was generally observed. In summer, an ad-

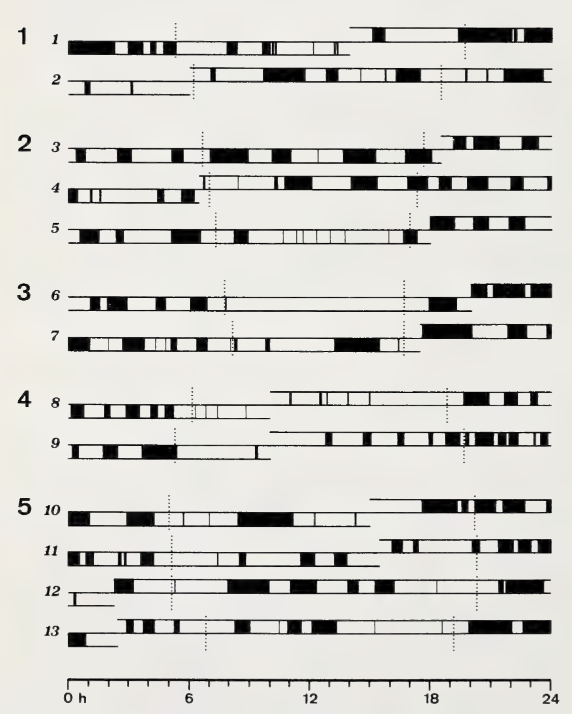


Fig. 2. Activity patterns obtained for *Crocidura russula* in the field (activity periods in black). Bold numbers: seasonal groups (according to the table); no of the experiment in italics; dotted lines: sunset and sunrise

ditional peak, probably linked to the lengthening of the day, often occured in midday. In autumn, important variations were observed; in particular, experiment no 3 stood out by the absence of a marked daily rhythm (figure 2).

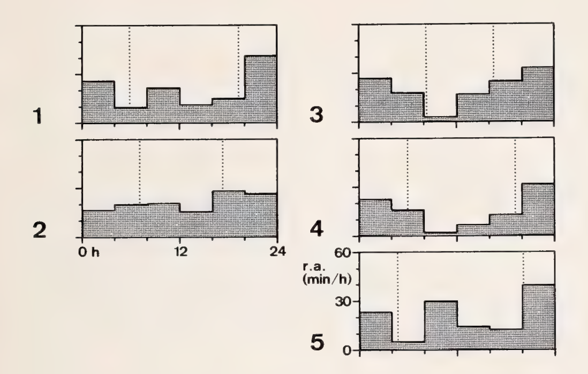


Fig. 3. Mean activity profiles (r. a. = hourly rate of activity, means per 4 hours interval) of *Crocidura russula* in the field. For each seasonal group (according to the table) the mean of the experiments concerned has been represented. Dotted lines: mean sunset and sunrise

Activity in captivity

Results of all the captive shrews are comparable to one another, and those of the 4 individuals followed over one year (196 days of recording) appear representative of the whole. Hence, exepting data on the behaviour during activity, only the results from these 4 shrews are cited.

During almost the entire annual cycle, the physical condition of the captive shrews differed strongly from that of the freeliving individuals. Their moults often lasted several months and their weight was generally distinctly higher than those measured in the field. Weighing 11.1 ± 1.7 g during their first summer, the 4 individuals followed greatly increased from the autumn to reach a winter weight of 14.4 ± 2.0 g. Their weight again increased in the spring to reach 16.7 ± 3.0 g in the second summer.

The total daily activity varied considerably from one season to another. It was generally similar to that observed in the field among the young in summer, but diminished from the autumn and remained at a significantly lower level ($P < 0.01$) during the whole of the winter. High values were again reached in the adults during spring; however, no sudden intensification of activity was noticed at the onset of the reproductive period (indicated by the strong odour of the males). Certain old adults in summer had again low activity levels. Within the limits of the experimental conditions, the total daily activity of the 4 individuals followed for one year is linked to the mean ambient temperature (figure 4; correlation coefficient = 0.81, significant [$P < 0.01$]; regression coefficient = 16.9 min/°C).

As in the field, the activity was polyphasic in captivity and showed a daily rhythm characterised by a nocturnal maximum and a diurnal minimum, generally in the morning. This rhythm was very conspicuous among the young in summer. It was much less marked in winter, when it was sometimes only just discernable (see figure 3 in Vogel et al. [1981], partially based on the present results). The hourly rate of diurnal activity was always very low (4.1 ± 2.1 min/h) and varied little during the course of the year; it was slightly dependent on the ambient temperature (correlation coefficient = 0.27, significant [$P < 0.01$]; regression coefficient = 0.1 min/h°C). On the other hand, the night-time hourly rate was very variable from one season to another, but always significantly higher than the diurnal rate ($P < 0.01$). Among the 4 individuals followed, it fell from 39.5 ± 8.6 min/h in August (20 d of recording) to 9.6 ± 2.2 min/h in January (18 d of recording). Within the limits of the experimental conditions, it is strongly linked to the ambient temperature (correlation coefficient = 0.84, significant [$P < 0.01$]; regression coefficient

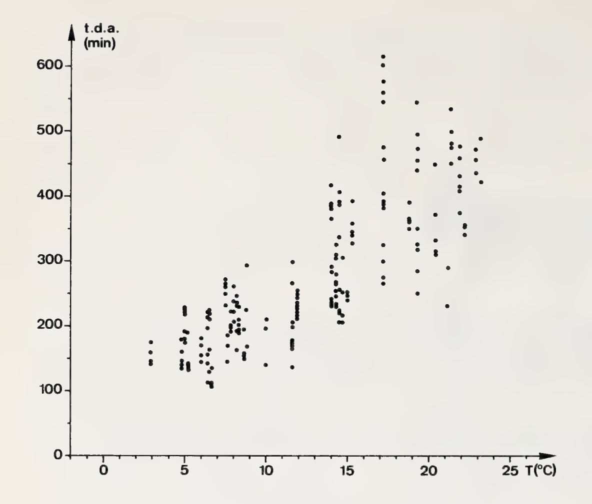


Fig. 4. Total daily activity (t. d. a.) in relation to ambient temperature (T) in 4 *Crocidura russula* followed for one year in captivity. For each recording, every day has been reported against the mean ambient temperature during the recording

= 2.0 min/h°C): the variations of the total daily activity are thus principally linked to variations in the nocturnal activity.

In captivity, the periods of activity and rest were very variable in duration, but were generally shorter and always significantly more frequent ($P < 0.01$) than in the field. Their mean frequency and duration differed between night and day, and varied during the course of the annual cycle. The 4 individuals followed left their nest 22.9 ± 7.8 times each day in August; this frequency increased to 42.4 ± 6.0 activity periods per day in January. The duration of the diurnal periods of activity remained constant throughout the year (on average 3 min). On the contrary, the nocturnal periods were generally long (47 min on average in the young in August) when the rate of nocturnal activity was high and their duration lowered to the diurnal values in winter (on average 5 min in January). The duration of the nocturnal periods of rest varied little during the year (on average 23 min); the diurnal periods were longer in the young during summer (on average 69 min in August) than in wintering shrews (on average 47 min in January). However, it should be remembered that an inferior limit of length of the rest periods was arbitrarily fixed; by high activity rates, this biases (although not to a too large extent) the estimations of the frequency and duration of the periods of activity and rest.

The behaviour of the captive shrews can be described by the proportion of time (calculated after the filmed samples) that they spend in each of the behaviours defined. Displacement, stationary exploration, food intake and self-grooming always took up more than 95 % of the time spent outside the nest; the relative proportion of these 4 behaviours is linked to the hourly rate of activity (figure 5). By high activity rate (nocturnal activity in summer), displacement and stationary exploration largely dominated. On the other hand, by low activity rate, displacement, food intake and self-grooming divided up the time in similar proportions; at that time, exploratory activity was almost nonexistent.

Influence of artificial feeding in the field

The activity exhibited during the summer complementary experiment was not strongly different from that which was usually observed under natural conditions (t.d.a. = 405 min; 19 activity periods per day, with a mean length of 23 min). On the contrary, artificial feeding had a spectacular impact in winter. The marked shrew showed a relatively high weight (13 g) and in a number of respects its activity was similar to that exhibited by captive wintering shrews. Between 28. and 30. 1. 1980, at a mean ambient temperature in

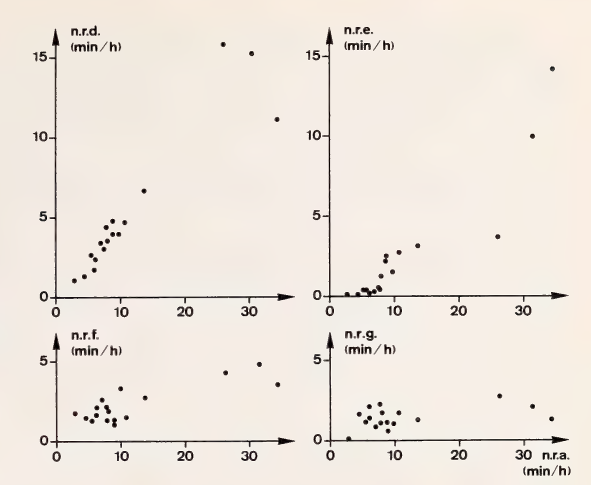


Fig. 5. Nocturnal hourly rates of 4 behaviours (n. r. d. = displacement; n. r. e = stationary exploration; n. r. f. = food intake; n. r. g. = self-grooming) in relation to the mean nocturnal hourly rate of activity (n. r. a.) in captive *Crocidura russula*. Each point is based on the analysis of 30 min activity

the litter of 2 °C, its total daily activity amounted 208 ± 41 min. The activity periods were a little more frequent (18.7 ± 2.1 periods per day) and, above all, much shorter (11 min on average) than under natural conditions; they were often limited to a short visit to the feeding point. The suppression of the artificial feeding on the last day of the experiment led to an immediate reaction of the shrew, characterised among other things by an increase in the total daily activity (495 min).

Discussion

In captivity, in an extremely simplified environment, the activity of *Crocidura russula* is strongly different from that observed under natural conditions. Few of its qualitative aspects, such as the polyphasic pattern and the presence of a daily rhythm, are retained. The increased frequency of the activity periods, and the reduction, at low temperatures, of the total daily activity, itself linked to a reduction in locomotory and exploratory activity, characterise the activity of the captive shrews. These pecularities, together with the abundant food supply, inevitably lead to an increase in body weight. The results of Vogel et al. (1979) also show that in captivity, "natural" weights can only be maintained by subjecting the shrews to a restricted diet. The conclusions based on observations made in captivity, even under climatic conditions approaching those in the field, can in no case be extended to free-living animals.

Our observations on the activity of *Crocidura russula* in captivity, are hardly comparable to those of other authors (Saint Girons 1959, 1966; Godfrey 1978), mainly because the experimental conditions are different (acclimatisation, season and temperature). However, it should be noted that Godfrey (1978) obtained similar results for the frequency and duration of the activity periods with freshly captured shrews; it seems probable, therefore, that 2 to 3 days after capture, the behaviour of a captive shrew has already become very different from that of a free one.

The day to day variations in the activity of *Crocidura russula* in the field are first of all due to the individuals themselves; considerable fluctuations are observed even in captivity where the conditions are more stable. Short-term meteorological changes are also partly responsible for the variability observed. The influence of rain on the activity of other species of Soricidae is particularly known (Doucet and Bider 1974; Bäumler 1975).

The absence of marked seasonal variations in the total daily activity of *Crocidura russula* in the field must be stressed. This phenomenon is again found in *Sorex araneus*, where the

observations of KARULIN et al. (1974), made under varied environmental conditions, also suggest only little seasonal variations. It should be noted, however, that we marked no male at the onset of the reproductive period; at this time, they seem particularly mobile (GENOUD 1978; GENOUD and HAUSSER 1979). While the total daily activity of the shrews remains constant throughout the year, the motivations for this activity change strongly from one season to another. In winter, a high activity level is maintained in the field, whilst it is low in captive individuals. However, it is sufficient to artificially feed a shrew in the field to bring its total daily activity near the captivity values. Thus it clearly appears that foraging takes up an essential part of the winter activity of *Crocidura russula,* a fact already pointed out by CROWCROFT (1954) and BUCHALCZYK (1972) for representatives of the genus *Sorex.* It follows that the diminution of activity which occurs among the captive shrews in winter is principally due to the presence of food available ad libitum. The summer activity of *Crocidura russula* in the field, on the other hand, is only secondarily motivated by foraging: it cannot be markedly influenced by artificial feeding. In summer, exploration and reproduction may take up a large part of the activity.

In captive shrews, the frequency of the periods of activity may depend essentially on physiological (particularly nutritional) requirements (CROWCROFT 1954; SAINT GIRONS 1959). Our own observations show that for comparable climatic conditions, the activity periods are much less frequent in the field. Most of the other patterns related to the rhythm of activity (duration of the periods of activity and rest, intensity and position of the activity peaks during the 24 h) also show differences between free-living and captive shrews. Under natural conditions, many factors (not only physiological, but also ecological and behavioural) concur to structure the activity pattern best adapted to the environment. Depending on the local conditions, individuals of different populations may therefore have different activity patterns. According to PERNETTA (1973), *Crocidura suaveolens* may even adapt its rhythm to that of the tides in coastal areas.

The Crocidurinae and the Soricinae have developed very different biological strategies (VOGEL 1980, for an actual synthesis). In particular, the Soricinae are characterised by higher resting metabolic rates (VOGEL 1976). Several authors have tried to show, but always on the basis of data obtained in captivity, how these different strategies are manifested in the rhythm and daily duration of activity (GERAETS 1972; BAXTER et al. 1979; VOGEL et al. 1981). The results of KARULIN et al. (1974), together with our results, allow us to make a first comparison between the activity patterns of *Crocidura russula* (Crocidurinae) and *Sorex araneus* (Soricinae) in the field, 2 species of similar size which are sympatric over a large part of Europe. Under all the conditions tested, *Crocidura russula* is distinctly less active than *Sorex araneus;* its periods of activity are shorter and its resting periods longer. It should be noted in particular, that these rest periods never reach 100 min in *Sorex araneus,* whereas periods of rest of more than 100 min are frequent in *Crocidura russula.* These differences, which obviously cannot be generalised to all representatives of the 2 subfamilies, are consistent with the known physiological and behavioural characteristics of the 2 species.

Acknowledgements

We should like to express our thanks to J. HAUSSER and R. GANDER, who took part in the field studies, together with O. SCHNEIDER, who took care of the captive animals. We would also like to thank A. MEYLAN (SFRA Changins, Switzerland) who put at our disposal part of the material for radioactive tracking. The video installation was acquired thanks to a grant from the Fondation Herbette.

Zusammenfassung

Die Aktivität von Crocidura russula (Insectivora, Soricidae) im Freiland und in Gefangenschaft

Aktivitätsdauer und -rhythmus der Hausspitzmaus *(Crocidura russula)* wurden in Wildpopulationen mittels radioaktiv markierter Tiere und in Gefangenschaft bei vergleichbaren klimatischen Bedingun-

gen mittels kontinuierlicher Aufzeichnung der Nesttemperatur sowie zusätzlicher Videoaufnahmen untersucht.

Im Freien ist die Aktivität polyphasisch und weist einen Tagesrhythmus mit einem nächtlichen Maximum und einem morgendlichen Minimum auf. Im Durchschnitt wird ungefähr alle 2 h eine Aktivitätsphase von 36 min beobachtet. Die Tagesaktivität ist das ganze Jahr über relativ konstant und beträgt im Durchschnitt 33 % der Zeit.

Die Ergebnisse in Gefangenschaft weichen von den Freilandbeobachtungen stark ab. Die Aktivitätsphasen sind kürzer und häufiger als im Freien. Das Tagestotal der Aktivität zeigt einen charakteristischen Jahresverlauf, im Winter wird die lokomotorische und exploratorische Aktivität stark reduziert.

Zwei Freilandexperimente, in deren Verlauf Wildtieren Futter ad libitum angeboten wurde, zeigten, daß Futtersuche den größten Teil der Winteraktivität ausmacht; in Gefangenschaft erlaubt das uneingeschränkte Futterangebot, die Aktivität im Winter stark einzuschränken.

Das Aktivitätsmuster von *Crocidura russula* (Crocidurinae) zeigt gegenüber jenem von *Sorex araneus* (Soricinae) klare Unterschiede, die durchaus zu den bekannten physiologischen und ethologischen Eigenheiten der beiden Arten passen.

References

AIROLDI, J.-P. (1979): Etude du rythme d'activité du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* Scherman Shaw. Mammalia **43**, 25–52.

BARBOUR, R. W.; HARVEY, M. J. (1968): The effect of radioactive tags on the activity of rodents. Am. Midl. Nat. **79**, 519–522.

BÄUMLER, W. (1975): Activity of some small mammals in the field. Acta theriol. **20**, 365–377.

BAXTER, R. M.; GOULDEN, E. A.; MEESTER, J. (1979): The activity patterns of some southern African *Crocidura* in captivity. Acta theriol. **24**, 61–68.

BUCHALCZYK, A. (1972): Seasonal variations in the activity of shrews. Acta theriol. **17**, 221–243.

CROWCROFT, P. (1954): The daily cycle of activity in British shrews. Proc. zool. Soc. Lond. **123**, 715–729.

DOUCET, G. J.; BIDER, J. R. (1974): The effects of weather on the activity of the masked shrew. J. Mammalogy **55**, 348–363.

GENOUD, M. (1978): Etude d'une population urbaine de musaraignes musettes, *Crocidura russula* (Hermann, 1780). Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. **74**, 25–34.

GENOUD, M.; HAUSSER, J. (1979): Ecologie d'une population de *Crocidura russula* en milieu rural montagnard (Insectivora, Soricidae). Terre Vie, Rev. Ecol. **33**, 539–554.

GERAETS, A. (1972): Aktivitätsmuster und Nahrungsbedarf bei *Suncus etruscus*. Bonn. zool. Beitr. **23**, 181–196.

GODFREY, G. K. (1978): The activity pattern in white-toothed shrews studied with radar. Acta theriol. **23**, 381–390.

INGLES, L. G. (1960): A quantitative study on the activity of the dusky shrew *(Sorex vagrans obscurus)*. Ecology **41**, 656–660.

KARULIN, B. E.; KHLYAP, L. A.; NIKITINA, N. A.; KOVALEVSKII, YU. V.; TESLENKO, E. B.; AL'BOV, S. A. (1974): Activity and use of refuges of the common shrew (from observations of animals labelled with radioactive cobalt). Byull. Mosi. O-Va. Ispyt. Prir. Otd. Biol. **79**, 65–72.

NEWMAN, J. R. (1976): Population dynamics of the wandering shrew *Sorex vagrans*. Wasmann J. Biol. **34**, 235–250.

PERNETTA, J. C. (1973): The ecology of *Crocidura suaveolens cassiteridum* (Hinton) in a coastal habitat. Mammalia **37**, 241–256.

— (1977): Population ecology of British shrews in grassland. Acta theriol. **22**, 279–296.

ROOD, J. P. (1965): Observations on the home range and activity of the Scilly shrew. Mammalia **29**, 507–516.

SAINT GIRONS, M. C. (1959): Les caractéristiques du rythme nycthéméral d'activité chez quelques petits mammifères. Mammalia **23**, 245–276.

— (1966): Le rythme circadien de l'activité chez les mammifères holarctiques. Mém. Mus. Natn. Hist. nat., Paris, Sér. A **40**, 101–187.

SHILLITO, J. F. (1963): Field observations on the growth, reproduction and activity of a woodland population of the common shrew *Sorex araneus* L. Proc. zool. Soc. Lond. **140**, 99–114.

SPENCER-BOOTH, Y. (1963): A coastal population of shrews *(Crocidura suaveolens cassiteridum)*. Proc. zool. Soc. Lond. **140**, 322–326.

VOGEL, P. (1974): Kälteresistenz und reversible Hypothermie der Etruskerspitzmaus (*Suncus etruscus*, Soricidae, Insectivora). Z. Säugetierkunde **39**, 78–88.

— (1976): Energy consumption of European and African shrews. Acta theriol. **21**, 195–206.

— (1980): Metabolic levels and biological strategies in shrews. In: Comparative physiology of primitive mammals. Ed. by SCHMIDT-NIELSEN. London: K. Cambridge Univ. Press. pp. 170–180.

Vogel, P.; Burgener, M.; Lardet, J.-P.; Genoud, M.; Frey, H. (1979): Influence de la température et de la nourriture disponible sur la torpeur chez la musaraigne musette *(Crocidura russula)* en captivité. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. **74**, 325–332.
Vogel, P.; Genoud, M.; Frey, H. (1981): Rythme journalier de l'activité chez quelques Crocidurinae africains et européens (Soricidae, Insectivora). Terre Vie, Rev. Ecol. **35**, 97–108.

Authors' address: M. Genoud, Prof. Dr. P. Vogel, Institut de Zoologie et d'Ecologie animale, Université de Lausanne, 19 Place du Tunnel, CH-1005 Lausanne

Bemerkungen zur taxonomischen und stammesgeschichtlichen Position der Gibbons (Hylobatidae, Primates)

Von E. Thenius

Institut für Paläontologie der Universität Wien

Eingang des Ms. 26. 1. 1981

Abstract

Remarks upon the taxonomic and phylogenetic position of gibbon and siamang (Hylobatidae, Primates)

Discussed is the taxonomic and phylogenetic position of the gibbon and siamang (Hylobatidae). A brief historical survey demonstrates the different viewpoints on the systematic position (Hylobatidae or Pongidae [Hylobatinae] or Hominidae [Hyloblatinae]) among the Hominoidea or Hyloblatidae within the Cercopithecoidea. Morphological, anatomical, karyological and biochemical facts demonstrate that gibbon and siamang are neither members of the Hominoidea nor Cercopithecoidea. The hylobatids are members of an own category (superfamily Hylobatoidea [Thenius 1969]). The taxonomical position of the Hylobatoidea is between the Cercopithecoidea and Hominoidea, but they are neither intermediate nor phyletic transitional forms, as suggested by Kohlbruegge (1890/92). Hylobatids have separated early from the other catarrhines. The ancestors are pliopithecids *(Propliothecus)* of the Oligocene in Africa. *Dendropithecus* (Miocene, East Africa) is a primitive member of the hylobatids. The resemblances with pongids are the result of either a parallel evolution or of symplesiomorph features.

Einleitung und Problemstellung

Anlaß zu den folgenden Zeilen war das umfassende Werk von Szalay und Delson "Evolutionary history of the primates" (1979). Szalay und Delson, die sich seit Jahren mit fossilen Primaten befassen, klassifizieren die Gibbons als Unterfamilie (Hylobatinae) der Hominidae, wie es Delson bereits früher (in Luckett und Szalay 1975) zum Ausdruck gebracht hat. Diese Zuordnung basiert auf der Annahme, daß die im Zusammenhang mit der Fortbewegung erworbenen Merkmale im Handgelenk bei den Hominoidea (im Sinne von Simpson 1945) synapomorphe Merkmale sind (vgl. Lewis 1965; Andrews und Groves 1976).

Die taxonomische Zuordnung bzw. Bewertung der Gibbons erfolgt keineswegs einheitlich, wie eine Durchsicht der Literatur erkennen läßt.

Im folgenden wird der Versuch gemacht, die systematische und phylogenetische Position der Gibbons nicht nur auf Grund morphologisch-anatomischer Merkmale zu beurteilen, sondern auch nach karyologischen (cytogenetischen) und biochemischen (immunologischen) Befunden.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4604-0232 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 232–241

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Das Problem lautet: Sind die Gibbons überhaupt als Menschenaffen (Pongidae bzw. Hominoidea) zu klassifizieren oder nicht? Mit anderen Worten, sind die Gemeinsamkeiten, die vor allem im Habitus zu beobachten sind (z. B. Armverlängerung, Schwanzreduktion), synapomorphe Merkmale mit den eigentlichen Menschenaffen (Pongidae) oder wurden diese unabhängig voneinander erworben? Eine Analyse der vorliegenden Befunde soll diese Frage und damit zugleich die systematische Stellung klären.

Historische Übersicht

Die hier gegebene Übersicht erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Sie versucht lediglich aufzuzeigen, welche unterschiedliche Bewertung die Gibbons in taxonomischer Hinsicht bisher erfahren haben. Die Gattung *Hylobates* wurde 1811 von Illiger für *Homo lar* Linné begründet, der Siamang („*Pithecus*" *syndactylus* Desm.) wurde von Gloger (1841) als eigene Gattung *(Symphalangus)* abgetrennt. Erst 1872 errichtete Gill die Unterfamilie Hylobatinae (innerhalb der Familie Simiidae [= Pongidae]), nachdem bereits Gray im Jahr 1870 den Begriff Hylobatina als Tribus innerhalb der Familie Simiadae (= Pongidae) verwendet hatte. 1875 erfolgte durch Blyth die Abtrennung als eigene Familie (Hylobatidae), die seither auch von vielen Autoren anerkannt wurde (z. B. Weber 1904, 1928; Gregory 1910; Elliot 1913; Heberer 1952; Grassé 1955; Kälin 1955; Fiedler 1956; Zapfe 1961, 1969; Remane 1965; Schultz 1965, 1966; Napier und Napier 1967; Thenius 1969, 1972, 1979; Chiarelli 1972; Simons 1972; Beaumont 1973). Simpson (1931, 1945, 1963) und zahlreiche andere Autoren, wie etwa Ellerman und Morrison-Scott (1951), Piveteau (1957), Burton (1962), Morris (1965), Romer (1966) und Anderson und Jones (1967) klassifizieren die Hylobatiden jedoch als Unterfamilie (Hylobatinae) der Pongidae.

Auch die generische Abtrennung von *Symphalangus* wird nicht von allen Autoren anerkannt, wie dies auch für Gorilla als Gattung gilt (vgl. Simpson in Washburn 1963). *Symphalangus* wird neuerdings nur als Untergattung – neben *Hylobates* und *Nomascus* – klassifiziert (s. Groves 1972).

Die unterschiedliche Klassifikation widerspiegelt die verschiedenen Auffassungen in der Merkmalsbewertung und der Abgrenzung der einzelnen Taxa. Sie ist vielfach bedingt durch den untersuchten Merkmalskomplex (z. B. Anatomie, Morphologie, Karyologie, Serologie). Die hier vertretene Gliederung beruht auf einer eingehenden Analyse der verschiedenen Befunde, die von der Paläontologie bis zur Biochemie reichen, und versucht ihrer stammesgeschichtlichen Wertigkeit Rechnung zu tragen.

Was die Zuordnung der Hylobatiden innerhalb der Primaten betrifft, so werden sie – sofern eine Überfamilie ausgeschieden wird – allgemein den Hominoidea (Simpson 1931) zugeordnet oder – in der englischen Literatur – als „lesser apes" bezeichnet. Lediglich Kohlbrügge (1890/92) weist auf Grund anatomischer Merkmale darauf hin, daß *Hylobates* weder ein Angehöriger der Cynomorphen noch der Anthropomorphen sei, sondern zwischen diesen stehe, ohne jedoch ein stammesgeschichtliches Zwischenglied oder eine Übergangsform zu sein. Chiarelli (1968) wiederum stellt *Hylobates* und *Symphalangus* nach karyologischen Daten zu den Cercopithecoidea. Entsprechend dieser Befunde wurde von Thenius (1969: 628) eine eigene Überfamilie Hylobatoidea errichtet, was jedoch bisher in der Fachliteratur keinen Widerhall fand (vgl. Groves 1973; Szalay und Delson 1979). Da in diesem, im Rahmen des Handbuches der Zoologie veröffentlichten Beitrag eine eingehende Begründung dieser Auffassung nicht gegeben werden konnte, soll dies hier erfolgen.

Befunde und ihre Interpretation

Es sind hier primär die Befunde an den rezenten Formen berücksichtigt. Die Fossildokumentation ist – soweit erforderlich – ergänzend und vor allem für die Beurteilung der phylogenetischen Position herangezogen worden. Bevor auf die Befunde im einzelnen eingegangen sei, noch einige Hinweise auf die Definition (Hylobatidae bzw. Hylobatinae) im Sinne einer Differentialdiagnose.

Weber (1928: 810) definiert die Hylobatiden, die er übrigens nicht zu den Anthropomorphen zählt, als ausschließlich arboricole Catarrhinen mit kleinen Gesäßschwielen, ohne sichtbaren Schwanz und langen Vorderextremitäten; am Boden bewegen sie sich aufgerichtet und mit voller Fußsohle abstützend fort. Thorax und Sternum hominoid, 18 Thoracolumbalwirbel, 13 Rippen, Carpus mit Centrale, langer Daumen, Becken teilweise cercopithecoid; M ohne Runzeln, quadri- (M sup.) bzw. quinquetubercular (M inf.).

Vallois (in Grassé 1955: 2039) charakterisiert die Hylobatiden, die er als Anthropomorphen klassifiziert, als sehr spezialisierte, arboricole Primaten mit außerordentlich stark verlängerten Vordergliedmaßen mit gut entwickeltem Pollex, kleinen Gesäßschwielen und ohne sexuellen Dimorphismus. 18 (gelegentlich 17) Thoracolumbalwirbel, Os centrale im Carpus. Parapeniales Scrotum oft sehr reduziert, Clitoris lang und hängend.

Fiedler (1956: 212), der die Hylobatiden als Hominoidea einstuft, zitiert die Definition von Weber (1928) und ergänzt sie durch Pocock (1925), der auf die lange, pendelnde Clitoris, das Fehlen eines richtigen Scrotums sowie den langen Pollex und Hallux hinweist.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die in der Differentialdiagnose aufgezählten Merkmale kaum geeignet erscheinen, um eine Zuordnung zu den Pongiden zu rechtfertigen. Die mit den Pongiden gemeinsamen Merkmale stehen entweder mit der ähnlichen Lebensweise (echte Brachiatorie nur bei den Hylobatiden) in Zusammenhang oder sind als symplesiomorphe Eigenschaften (z. B. Bau der Molaren) zu bewerten. Auch Andrews und Groves (1976: 213), die sich eingehend mit der Schultermuskulatur der Gibbons befaßt haben, betonen, daß "the specifically propulsive elements of gibbon anatomy are quite absent in the Great Apes (Pongidae), even in the orang-utan".

Schultz (1933, 1944), der sich besonders eingehend mit rezenten Hylobatiden befaßt hat, weist auf die Beziehungen zu Cercopitheciden einerseits und zu den Pongiden andrerseits hin und damit auf die intermediäre Stellung dieser Primaten zwischen den cynomorphen und den eigentlichen anthropomorphen Affen. Diese Zwischenstellung wird nicht nur durch weitere morphologische Befunde (z. B. Ohrknöchelchen, Dermatoglyphen; Masali 1968; Biegert 1963) bestätigt, sondern auch von der Cytologie (Karyologie) und der Biochemie (Serologie, Aminosäuresequenzen).

So weicht der Karyotyp nach Chiarelli (1968, 1972a) und Egozcue in Benirschke (1969) bereits durch die Zahl der Chromosomen (2 n = 44, 50 bzw. 52) von jener der Pongiden (2 n = 48) ab. Dazu kommen morphologische Unterschiede gegenüber den Menschenaffen sowie Übereinstimmungen mit Cercopithecoiden, die – wie bereits erwähnt – Chiarelli zur Zuordnung der Hylobatiden zu den Cercopithecoidea geführt haben. Chiarelli (1972a) sieht in den Colobinae die nächsten Verwandten der Hylobatiden. Auch Klinger et al. (1963) weisen auf den von Pongiden völlig verschiedenen Karyotyp und die Ähnlichkeit mit spezialisierten Cercopithecoidea *(Macaca, Papio, Cercocebus)* hin. Sie halten deshalb eine Revision der taxonomischen Stellung der Gibbons für notwendig.

Aminosäure-Sequenzen (bei Fibrinopeptiden) und immunologische Befunde (β-Ketten des Hämoglobin) sprechen zwar für eine gewisse Mittelstellung der Hylobatiden zwischen Cercopithecoidea und Hominoidea, "nevertheless, the bulk of the protein and DNA evidence still place the Hylobatidae within the Hominoidea" (Darga et al. 1973: 159; vgl. auch Goodman 1963). Darga et al. weisen darauf hin, daß sich die Proteinketten der

Hylobatiden weniger stark vom ursprünglichen Catarrhinentyp entfernt haben als jene der übrigen rezenten Altweltaffen, eine für die systematische und phylogenetische Position der Gibbons wichtige Erkenntnis (vgl. auch GOODMAN und TASHIAN 1976).

Wie sind nun diese unterschiedlichen Befunde und ihre Interpretation in taxonomischer Hinsicht zu bewerten? Bevor eine Antwort auf diese Frage versucht sei, seien noch einige morphologische Ergebnisse erwähnt, die für die taxonomische Position der Hylobatidae u. zw. im Sinne der HENNIG'schen kladistischen Methode als besonders wichtig erachtet wurden sowie eine tabellarische Übersicht über die verschiedenen untersuchten Merkmalskomplexe und ihre morphologische Bewertung gegeben. So betont LEWIS (1965) die grundsätzliche Übereinstimmung des Baues des Handgelenkes bei allen Hominoidea und das Auftreten eines Knochens im Meniskus (Lunula oder os daubentonii) bei *Hylobates*, der beim menschlichen Fetus als „transient cartilaginous nodule" ausgebildet ist und vom Verf. als Rekapitulation in der Entwicklung gedeutet wird, wobei der Schimpanse *(Pan)* ein morphologisches Übergangsstadium zwischen *Hylobates* und *Homo* bilden soll. Derartige Lunulae im intraarticulären Meniskus sind von verschiedenen Säugetieren bekannt und sind funktionell bedingt. Im Jahr 1971 modifiziert LEWIS seine Auffassung jedoch und nimmt unter Hinweis auf die mehr an Cercopitheciden erinnernden Handwurzelknochen der Hylobatiden eine sehr frühe Trennung der Gibbons von den Pongiden an. Zugleich verweist LEWIS unter Berücksichtigung der Untersuchungen von NAPIER und DAVIS (1959) über die Vorderextremität von *Proconsul africanus* aus dem Alt-Miozän Afrikas auf die Affinitäten dieser Art zu den (modernen afrikanischen) Pongiden.

BIEGERT (1963, 1973) weist darauf hin, daß zwar die strukturelle Spezialisation der Chiridia aller Hominoidea deutlich von jener der Cercopithecoidea verschieden ist, jedoch "the three families of Hominoidea are clearly differentiated in their chiridial structure. Therefore, the structural conditions found in the Hylobatidae, the Pongidae and the Hominidae are not directly related to each other, but are traceable to the generalized catarrhine model, the pattern of which is still largely retained by members of the cercopithecinae" (BIEGERT 1963: 139).

Die in der Tabelle aufgezählten Merkmale zeigen neben sog. pongiden (z. B. Armverlängerung, Handgelenk, Schwanzreduktion, Zahl der Thoracolumbalwirbel, Sternum, Thoraxform, Bau der Molaren, keine Backentaschen, Serologie) und eher cercopithecoiden Kennzeichen (z. B. Bau des Beckens, Sitzbeinknorren und Gesäßschwielen, Ohrknöchelchen, Karyotyp) eine Reihe von Eigenheiten (z. B. Hand- und Fußbau einschl. Dermatoglyphen, äußere Geschlechtsorgane, kein Sexualdimorphismus, Verhalten, Gehirn), wie sie in dieser Art und Weise nur von den Hylobatiden bekannt sind. Interessant ist in diesem Zusammenhang – auch wenn der Zahl der jeweils übereinstimmenden Merkmale allein kein besonderes Gewicht in systematisch-phylogenetischer Hinsicht zugemessen werden kann – die Tatsache, daß nach Arthur KEITH der Mensch von 1065 anatomischen Merkmalen mit den Cercopithecoidea 113 und dem Gibbon *(Hylobates)* 117 gemeinsam hat, während es mit dem Orang 354, dem Schimpansen 369 und dem Gorilla 385 sind (s. FRANZEN 1972).

Da hier nicht nur die taxonomische, sondern auch die phylogenetische Stellung der Gibbons diskutiert wird, erscheint auch die Fossildokumentation wichtig. Mit der Stammesgeschichte der Gibbons haben sich in den letzten Jahren vor allem GROVES (1972) und SIMONS und FLEAGLE (1973) befaßt, wobei GROVES von den rezenten, die beiden letztgenannten Autoren von den Fossilformen ausgehen (vgl. auch WALKER in GOODMAN und TASHIAN 1976).

Fossilreste rezenter Hylobatidengenera sind relativ selten. Es sind ausschließlich pleistozäne Reste, welche zwar die einstige Verbreitung in (Süd-)Ostasien dokumentieren, jedoch keine Hinweise auf die phyletische Herkunft der Hylobatiden geben (z. B. *Hylobates [Bunopithecus] sericus* aus Szetschuan, China; s. COLBERT und HOOIJER 1953; HOOIJER 1960; VON KOENIGSWALD 1967). Aus dem Pliozän sind bisher keine sicher auf

Tabelle

Merkmale der rezenten Hylobatiden und ihre taxonomische Wertung

	cercopithecoid	hylobatid	pongid
Armverlängerung			(+)
echte Brachiation, Schultermuskulatur		+	
Körpergröße[1]	(+)		
langer Pollex und Hallux		+	
Dermatoglyphen der Chiridia		+	
13 Thoracalwirbel			+
5 Lumbalwirbel	(+)		
Bau des Beckens	(+)		
Sitzbeinknochen	+		
Gesäßschwielen[2]	(+)		
Schwanzreduktion			+
Thoraxform			(+)
Sternum			(+)
äußere Geschlechtsmerkmale		+	
Ohrknöchelchen	+		
Bau der Molaren			+
kein Sexualdimorphismus		+	
Gehirn		+	
Karyologie	+		
Serologie			(+)
keine Backentaschen			+

(+) = keine volle Übereinstimmung.
[1] Körpergröße durch brachiatorische Lebensweise begrenzt. – [2] Ontogenetisch spät angelegt, fallweise auch bei *Pongo* und *Pan.*

Hylobatiden zu beziehenden Reste bekannt geworden. *Pliopithecus posthumus* Schlosser (1924) beruht auf einem stark abgekauten Molaren aus dem Jung-Miozän von Ertemte, Mongolei, und läßt keine Aussagen in taxonomischer Hinsicht zu.

Aus dem Miozän Europas und Afrikas sind verschiedene Primaten beschrieben worden, die meist als Hylobatiden klassifiziert werden. Die bekanntesten Formen sind *Pliopithecus antiquus* und *P. vindobonensis* aus Europa sowie *Dendropithecus* (= „*Limnopithecus*") *macinnesi* aus Afrika (vgl. Le Gros Clark und Leakey 1951; Hürzeler 1954; Andrews und Simons 1977; Andrews und Pilbeam 1978). Von *Pliopithecus vindobonensis* und *Dendropithecus macinnesi* sind auch Reste des postcranialen Skelettes bekannt, die Aussagen über die Ausbildung des Gliedmaßenskelettes zulassen (Le Gros Clark und Thomas 1951; Zapfe 1961). Das Gebiß von *Pliopithecus* ist vollständig überliefert. Zahlreiche morphologische Unterschiede gegenüber den modernen Hylobatiden haben Zapfe (1961) zur Abtrennung von *Pliopithecus* und der verwandten Gattung „*Limnopithecus*" (= *Dendropithecus*) sowie von *Propliopithecus* aus dem Oligozän Afrikas als eigene Unterfamilie (Pliopithecinae) innerhalb der von ihm als eigene Familie bewerteten Hylobatiden veranlaßt. Remane (1965) geht einen Schritt weiter und trennt *Pliopithecus* und mit Vorbehalt auch *Propliopithecus* (einschl. *Moeripithecus*) und „*Limnopithecus*" als Vertreter einer eigenen Familie (Pliopithecidae)[1] ab, eine Auffassung, der sich u. a. auch Groves (1972) angeschlossen hat. Diese Pliopithecinen werden von Zapfe (1961) als Stammgruppe der Hylobatinae angesehen und ihnen eine ähnliche Stellung zugewiesen wie den Dryopithecinae gegenüber den Ponginae. Die Pliopithecinen mit *Propliopithecus* und *Pliopithecus* verhalten sich vor allem im postcranialen Skelett wesentlich primitiver als die rezenten Hylobatiden. Es fehlt ihnen die für diese typische Armverlängerung.

[1] Die Familie Pliopithecidae wurde von Remane (1965: 275) aufgestellt und nicht von Zapfe (1961), wie Szalay und Delson (1979: 435) irrtümlich annehmen.

Über die Abtrennung der oben genannten Gattungen als Angehörige einer eigenen Familie (Pliopithecidae), wie sie auch Szalay und Delson (1979) durchführen, läßt sich diskutieren. Erscheint es für *Propliopithecus* und *Pliopithecus* sinnvoll, so ist die Zuordnung von *Dendropithecus* zu den Pliopitheciden fraglich, da diese Gattung bereits im Gebiß den für *Pliopithecus* typischen „trend" vermissen läßt und sich eher den Hylobatiden nähert. Da überdies *Dendropithecus* im postcranialen Skelett (schlanke Gliedmaßen erinnern an *Ateles*) deutlich höher und in Richtung *Hylobates* spezialisiert ist, steht *D. macinnesi*, wie auch Andrews und Simons (1977) betonen, der zu den modernen Hylobatiden führenden Linie unter allen bekannten miozänen Catarrhinen am nächsten. Dies bedeutet zugleich, daß *Dendropithecus* im Gegensatz zu Szalay und Delson (1979) nicht als Angehöriger der Pliopitheciden, sondern der Hylobatiden zu klassifizieren ist. Der bei *Dendropithecus* und *Pliopithecus* feststellbare Geschlechtsdimorphismus steht zweifellos mit dem Sozialverhalten in Zusammenhang.

Die systematische Zugehörigkeit von verschiedenen weiteren oligo-miozänen Fossilformen zu den Hylobatiden (s. str.) ist keineswegs gesichert. *Dionysopithecus* aus dem Miozän Chinas dürfte zu *Pliopithecus* zu stellen sein (s. Thenius 1979). „*Hispanopithecus laietanus*" (= ? *Pliopithecus brancoi* bei Hürzeler 1954) aus dem Jung-Miozän Spaniens ist ein kleiner Pongide, der nach Szalay und Delson (1979) als *Dryopithecus brancoi* zu bezeichnen ist. Die Stellung eines kleinen anthropomorphen Primaten aus dem Mittel-Miozän von Napak (Uganda), den Fleagle (1975) als Gibbon-ähnlich beschrieben hat, erscheint nicht gesichert. Andrews (1978) und auch Simons et al. (1978) stellen diese Form zu *Limnopithecus* und damit zu den Pongiden, da sie im Gebiß zweifellos von *Dendropithecus* und auch vom *Pliopithecus*-Typ verschieden ist. Die taxonomische Stellung von *Aeolopithecus* (Simons 1965) aus dem Oligozän Ägyptens ist gleichfalls umstritten.

Propliopithecus (einschl. „*Aegyptopithecus*" Simons 1965; vgl. dazu Szalay und Delson 1979) aus dem Oligozän zeigt im Gebiß den gleichen Grundplan wie *Pliopithecus*, wie bereits Schlosser (1911) feststellt, ist mit den Arten *P. haeckeli* und *P. markgrafi* jedoch bedeutend kleiner als die *Pliopithecus*-Arten. Lediglich *P. zeuxis* aus dem jüngeren Oligozän erreicht ungefähr die Größe von *Hylobates lar* bzw. *H. concolor*. Die Prämolaren inf. sind heteromorph ($P_{\bar{3}}$ einhöckrig, $P_{\bar{4}}$ zweihöckrig), die Molaren inf. fünfhöckrig mit besonders bei *P. (A.) zeuxis* vom $M_{\bar{1}}$ bis $M_{\bar{3}}$ zunehmender Größe. Ein Cingulum ist meist an der Außenseite deutlich entwickelt. Der Unterkiefer von *P. haeckeli* erinnert nach Schlosser (1911) an Cebiden, während der Ramus horizontalis bei *P. (Aegyptopithecus) zeuxis* etwas niedriger ist. Der Schädel ist bisher nur von *P. zeuxis* bekannt, aber noch nicht beschrieben worden. Der Fazialschädel ist relativ lang mit ausgeprägter Prognathie, der Hirnschädel relativ klein, die Orbitae sind nicht ganz nach vorne gerichtet, Überaugenbrauenwülste fehlen. Das Endocranium ist nach Radinsky (1975) primitiv und erinnert an *Alouatta*, ist jedoch deutlich evoluierter als jenes der meisten modernen Halbaffen. Die spärlichen, auf *P. (A.) zeuxis* bezogenen Gliedmaßenreste zeigen Ähnlichkeiten mit miozänen Dryopithecinen bzw. mit Platyrrhinen (Conroy 1976). Spärliche Schwanzwirbel sprechen für eine geschwänzte Form. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß auch *Pliopithecus vindobonensis* eine geschwänzte Form war (Ankel 1965) bzw. im postcranialen Skelett verschiedene platyrrhine Züge vorhanden sind (Zapfe 1961).

Rechtfertigt somit die Merkmalskombination dieser oligo-miozänen Catarrhinen eine taxonomische Abtrennung als eigene Familie von den Hylobatiden und Pongiden, so ist deren stammesgeschichtliche Herkunft und damit die phyletische Position der Hylobatiden noch zu diskutieren. Es besteht kein Zweifel, daß die Pliopitheciden die Stammgruppe der hylobatiden und der pongiden Primaten bilden. Dies legt auch die schon frühzeitig vorgenommene Ableitung der Hylobatiden (von *Pliopithecus*) und der Pongiden (von „*Aegyptopithecus*" = *Propliopithecus*) nahe. Allerdings gehen die Auffassungen darüber, entsprechend dem Mosaikmodus der stammesgeschichtlichen Entwicklung, auseinander. Sind die Ahnenformen der Hylobatiden unter frühen (alt-oligozänen) oder späten (miozä-

nen) Pliopitheciden, wie etwa *Pliopithecus*, zu suchen? Eine Entscheidung dieser Frage hängt nicht zuletzt von der Beurteilung der Gebißevolution ab. Das Molarengebiß von *Pliopithecus* zeigt einen von *Hylobates* stark verschiedenen „trend", der *Propliopithecus* fehlt. Deshalb kann *Pliopithecus* auch nicht als direkte Ahnenform von *Hylobates* angesehen werden. Demgegenüber läßt *Dendropithecus* auch im Gebiß eine Ableitung der modernen Gibbons zu.

Was die stammesgeschichtliche Herkunft der Cercopitheciden betrifft, so lassen sich derzeit zwar auch keine endgültigen Angaben machen, doch besteht kein Zweifel darüber, daß die Stammformen catarrhine Primaten mit einem hominoiden Gebiß gewesen sein müssen. Die geologisch ältesten Cercopitheciden sind mit *Prohylobates* und *Victoriapithecus* aus dem älteren bzw. mittleren Miozän Afrikas nachgewiesen. Ihre Kenntnis ist noch sehr dürftig (hauptsächlich Zähne), die Molaren sind schwach bilophodont ausgebildet.

Die systematische Stellung von *Oligopithecus* aus dem (?) älteren Oligozän Ägyptens ist wiederholt diskutiert worden. Während SIMONS et al. (1978) diese auf einer Mandibel mit C-$M_{\bar{3}}$ beruhende Art als Dryopithecinen und damit als Pongiden klassifizieren, handelt es sich nach SZALAY und DELSON (1979) um einen Catarrhinen inc. sed. Am $M_{\bar{1}}$ und $M_{\bar{2}}$ ist zwischen Proto- und Metaconid eine Art Joch (Protocristid) ausgebildet und der $P_{\bar{3}}$ weist durch die Verlängerung der Krone einen schneidenden Charakter auf, Merkmale, wie sie in typischer Weise von den Cercopitheciden bekannt sind. Erst vollständigeres Fossilmaterial wird zeigen, ob die Trennung cercopithecoider und nicht-cercopithecoider Primaten bereits im frühen Oligozän vollzogen war.

Innerhalb der rezenten Catarrhinen sind jedenfalls die Hylobatiden – wenn man von den mit der Fortbewegung und dem Sozialverhalten in Zusammenhang stehenden Spezialisierungen (Verlängerung der Vorderextremität; Kehlsack und Syndactylie beim Siamang) absieht – als primitivste Altweltaffen zu bezeichnen. Sie haben sich in mancher Hinsicht am wenigsten von den alttertiären Stammformen differenziert.

Unter Berücksichtigung dieser Gesichtspunkte wird nicht nur die Merkmalskombination bei den rezenten Hylobatiden verständlich, sondern auch ihre taxonomische Bewertung als Vertreter einer eigenen Überfamilie (Hylobatoidea), die taxonomisch eine Mittelstellung zwischen Cercopithecoidea und Hominoidea einnehmen. Die Gibbons sind daher auch nicht als Menschenaffen zu bezeichnen, was mit der Zuordnung zu den Pongiden zwangsläufig zum Ausdruck kommt.

Die Hylobatiden haben sich frühzeitig von den Pongiden getrennt und lassen sich auf Angehörige der Pliopitheciden (z. B. *Propliopithecus*), wie sie aus dem Oligozän Afrikas bekannt sind, zurückführen, von denen auch *Dendropithecus macinnesi* aus dem Alt- und Mittel-Miozän Afrikas abgeleitet werden kann. Demnach sind die Vorfahren der Hylobatiden einst in Afrika heimisch gewesen. Leider ist die weitere Fossilgeschichte der Hylobatiden bisher kaum belegt, was bis zu einem gewissen Grad durch ihre ausschließlich arboricole Lebensweise in tropischen Regenwäldern, in denen Saisonen nicht ausgeprägt sind und in denen Früchte und Blätter ganzjährig als Nahrung zur Verfügung stehen, verständlich wird (vgl. CHIVERS 1972).

Die einst auf Grund des unter den nichthominiden Primaten einzigartigen aufrechten Ganges angenommenen direkten verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Hominiden treffen nicht zu. Auch die einzelnen rezenten Pongiden (z. B. *Pongo*) ähnliche Fortbewegungsweise in den Bäumen ist kein Ausdruck direkter verwandtschaftlicher Affinitäten, sondern eine Parallelentwicklung.

Danksagung

Für die Überlassung von rezentem Vergleichsmaterial bzw. Abgüssen fossiler Primaten bin ich den Herren Dr. P. ANDREWS, British Museum London, Dipl. Ing. Dr. K. BAUER, Naturhistorisches Museum Wien, und Prof. Dr. H. ZAPFE, Universität Wien, zu Dank verpflichtet.

Zusammenfassung

Diskutiert wird die taxonomische und stammesgeschichtliche Position der Gibbons, die in jüngster Zeit wiederholt als Hominidae klassifiziert wurden. Nach einem kurzen historischen Überblick über die verschiedenen Ansichten der systematischen Stellung (Hylobatidae oder Pongidae [Hylobatinae] oder Hominidae [Hylobatinae] innerhalb der Hominoidea oder Hylobatidae innerhalb der Cercopithecoidea) werden morphologisch-anatomische, karyologische und biochemische Befunde ausgewertet. Sie zeigen, daß die Gibbons als Vertreter einer eigenen Familie (Hylobatidae [Blyth 1875]) weder Angehörige der Hominoidea noch der Cercopithecoidea sind, sondern als eigene Überfamilie (Hylobatoidea Thenius 1969) klassifiziert werden müssen. Die Hylobatoidea stehen zwar taxonomisch zwischen Cercopithecoidea und Hominoidea, sind jedoch keine Übergangsformen, wie es bereits Kohlbrügge (1890/92) auf Grund anatomischer Untersuchungen sowie auch von Koenigswald (1968) angenommen haben.

Die Hylobatiden haben sich frühzeitig von den übrigen Catarrhinen getrennt und zählen in mancher Hinsicht zu den primitivsten rezenten Altweltaffen. Die Ähnlichkeiten mit den Pongiden beruhen entweder auf Parallelentwicklung oder auf symplesiomorphen Merkmalen. Die Hylobatiden sind nach der Fossildokumentation auf Pliopitheciden aus dem Oligozän Afrikas zurückzuführen. *Dendropithecus* vermittelt als primitiver Hylobatide morphologisch und zeitlich zwischen Pliopitheciden und den modernen Hylobatiden.

Literatur

Anderson, S.; Jones, J. Knox (1967): Recent mammals of the World. A synopsis of the families. New York: Ronald Press Comp.

Andrews, P. (1978): A revision of the Miocene Hominoidea of East Africa. Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. (Geol.) **30**, 85–224.

Andrews, P.; Groves, C. (1976): Gibbons and brachiation. In: Rumbaugh, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang. **4**, 167–218. Basel: Karger.

Andrews, P.; Simons, E. (1977): A New African Miocene gibbon-like genus, *Dendropithecus* (Hominoidea, Primates) with distinctive postcranial adaptations: its significance to origin of Hylobatidae. Folia Primatol. **28**, 161–169.

Ankel, F. (1965): Der Canalis sacralis als Indikator für die Länge der Caudalregion der Primaten. Folia Primat. **3**, 263–276.

Beaumont, G. de (1973): Guide des vertébrés fossiles. Les Guides du Naturaliste, 1–479. Neuchâtel: Delachaux et Niestlé.

Benirschke, K. (ed.) (1969): Comparative mammalian cytogenetics. New York: Springer.

Biegert, J. (1963): The evaluation of characteristics of the skull, hands, and feet for primate taxonomy. In: Washburn, S. L. (ed.): Classification and human evolution. 116–145. Chicago: Aldine Publ. Co.

— (1973): Dermatoglyphics in gibbons and siamangs. In: Rumbaugh, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang **2**, 163–184. Basel: Karger.

Blyth, E. (1875): Catalogue of mammals and birds of Burma. J. Asiat. Soc. Bengal **44** (2) XIV + 167.

Burton, M. (1962): Systematic dictionary of mammals of the World. 1–307. London: Mus. Press.

Chiarelli, A. B. (1972): Taxonomic atlas of living primates. London and New York: Acad. Press.

Chiarelli, B. (ed.) (1968): Taxonomy and phylogeny of Old World primates with references to the origin of Man. XI + 323. Torino: Rosenberg and Sellier.

— (1972a): The Karyotypes of Gibbons. In: Rumbaugh, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang. **1**, 90–102. Basel: Karger.

Chivers, D. J. (1972): The siamang and the gibbon in the Malay Peninsula. In: Rumbaugh, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang. **1**, 103–135. Basel: Karger.

Colbert, E. H.; Hooijer, D. A. (1953): Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechwan, China. Bull. Amer. Mus. natur. Hist. **102**, 1–134.

Conroy, G. C. (1976): Primate postcranial remains from the Oligocene of Egypt. Contrib. Primat. **8**, 1–134.

Darga, L. L.; Goodman, M.; Weiss, M. L. (1973): Molecular evidence on the cladistic relationships of the Hylobatidae. In: Rumbaugh, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang. **2**, 149–162. Basel: Karger.

Delson, E.; Andrews, P. (1975): Evolution and interrelationships of the catarrhine primates. In: Luckett, W. P.; Szalay, F. S. (eds): Phylogeny of the Primates. 405–446. New York and London: Plenum Press.

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. 1–810. London: Brit. Mus. Natur. Hist.

Elliot, D. G. (1913): A review of the Primates III. Anthropoidea. New York: Amer. Mus. Natur. Hist.

Fiedler, W. (1956): Übersicht über das System der Primates. Primatologia **1**, 1–266.

Fleagle, J. G. (1975): A small gibbon-like hominoid from the Miocene of Uganda. Folia primatol. **24** 1–15.
Franzen, J. (1972): Wie kam es zum aufrechten Gang des Menschen. Natur und Museum **102**, 161–172.
Gill, Th. (1872): Arrangement of the families of mammals. With analytical tables. Smithson. Miscell. Coll. **11**, 1–98.
Gloger, C. W. L. (1841): Gemeinnütziges Hand- und Hilfsbuch der Naturgeschichte. Breslau: Schultz.
Goodman, M. (1963): Man's place in the phylogeny of the Primates as reflected in serum proteins. In: Washburn, S. L. (ed.): Classification and human evolution. 204–234. Chicago: Aldine Publ. Co.
Goodman, M.; Tashian, R. E. (1976): Molecular Anthropology. New York: Plenum Press.
Grassé, P.-P. (ed.) (1955): Traité de Zoologie XVII. 2. Fasc. 1173–2300. Paris: Masson et Cie.
Gray, J. E. (1870): Catalogue of monkeys, lemurs, and fruit-eating bats in the collection of the British Museum. London: Brit. Mus. Natur. Hist.
Gregory, W. K. (1910): The orders of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **27**, 1–524.
Groves, C. P. (1972): Systematics and phylogeny of Gibbons. In: Rumbaugh, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang. **1**, 1–89. Basel: Karger.
Heberer, G. (1952): Fortschritte in der Erforschung der Phylogenie der Hominoidea. Erg. Anat. u. Entw. geschl. **34**, 499–637.
Hooijer, D. A. (1960): Quaternary gibbons from the Malay Archipelago. Zool. Verh. **46**, 1–41.
Hürzeler, J. (1954): Contribution à l'odontologie et à la phylogénèse du genre *Pliopithecus* Gervais. Ann. Paléont. **49**, 1–63.
Illiger, C. (1811): Prodromus systematis mammalium. XVIII + 301. Berlin: Salfeld.
Kälin, J. (1955): Zur Systematik und evolutiven Deutung der höheren Primaten. Experientia **11**, 1–17.
Klinger, H. P.; Hamerton, J. L.; Mutton, D.; Lang, E. M. (1963): The chromosomes of the Hominoidea. In: Washburn, S. L. (ed.): Classification and human evolution. 235–242. Chicago: Aldine Publ. Co.
Koenigswald, G. H. R. von (1967): Die Fossilgeschichte der rezenten Anthropoidea. In: Starck, D.; Schneider, R.; Kuhn, H.-J.: Neue Ergebnisse der Primatologie. 19–24. Stuttgart: G. Fischer.
— (1968): The phylogenetical position of the Hylobatinae. In: Chiarelli, B. (ed.): Taxonomy and phylogeny of Old World primates with references to the origin of Man. 271–276. Torino: Rosenberg and Sellier.
Kohlbrügge, J. F. H. (1890/92): Versuch einer Anatomie des Genus *Hylobates*. In: Weber, M.: Zool. Erg. einer Reise in Niederld. Ostindien **1**, 211–354. **2**, 139–208. Leiden: Brill.
Le Gros Clark, W. E.; Leakey, L. S. B. (1951): The Miocene Hominoidea of East Africa. Fossil mammals of Africa **1**, 1–117.
Le Gros Clark, W. E.; Thomas, D. P. (1951): Associated jaws and limb bones of *Limnopithecus macinnesi*. Fossil Mammals of Africa **3**, 1–27.
Lewis, O. J. (1965): Evolutionary change in the primate wrist and inferior radioulnar joints. Anat. Rec. **151**, 275–285.
— (1971): Brachiation and the early evolution of the Hominoidea. Nature **230**, 577–579.
Luckett, W. P.; Szalay, F. S. (eds.) (1975): Phylogeny of the Primates. A multidisciplinary approach. New York and London: Plenum Press.
Masali, M. (1968): The ear bones and the vertebral column as indications of taxonomic and postural distinction among Old World primates. In: Chiarelli, B. (ed.): Taxonomy and phylogeny of Old World primates with references to the origin of Man. 69–94. Torino: Rosenberg and Sellier.
Morris, D. (1965): The mammals. A guide to the living species. 1–448. London: Hodder and Stoughton.
Napier, J. R.; Davis, P. R. (1959): The fore-limb skeleton and associated remains of *Proconsul africanus*. Fossil mammals of Africa **16**, VII + 69.
Napier, J. R.; Napier, P. H. (1967): A handbook of living primates. London-New York: Acad. Press.
Piveteau, J. (1957): Traité de Paléontologie VII. Primates. Paléontologie humaine. 1–675. Paris: Masson et Cie.
Pocock, R. I. (1925): The external characters of the catarrhine monkeys and apes. Proc. zool. Soc. London, Jg. **1925**, 1479–1579.
Radinsky, L. B. (1975): Primate brain evolution. American Scientist **63**, 656–663.
Remane, A. (1965): Die Geschichte der Menschenaffen. In: Heberer, G. (Hrsg.): Menschliche Abstammungslehre. 249–309. Stuttgart: G. Fischer.
Romer, A. S. (1966): Vertebrate Paleontology. 3. ed. Chicago: Univ. Press.
Rumbaugh, D. M. (ed.) (1972): Gibbon and Siamang. **1**. Evolution, Ecology, Behavior and Captive maintenance. Basel: Karger.
— (ed.) (1973): Gibbon and Siamang. **2**. Anatomy, Dentition, Taxonomy, Molecular Evolution, and Behavior. Basel: Karger.

SCHLOSSER, M. (1911): Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum: Ägypten. Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ung. **24**, 51–167.
— (1924): Fossil primates from China. Palaeont. Sinica (C) **1**, 1–15.
SCHULTZ, A. H. (1933): Observations on the growth, classification and evolutionary specialization of Gibbons and Siamangs. Human Biol. **5**, 212–428.
— (1944): Age changes and variabilities in gibbons. A morphological study on a population sample of a man-like ape. Amer. J. Phys. Anthrop. n. s. **2**, 1–128.
— (1966): Der Mensch als Primat. Schr. Ver. Verbr. naturw. Kenntn. **106**, 47–88.
SIMONS, E. L. (1965): New Fossil apes from Egypt and the initial differentiation of Hominoidea. Nature **205**, 135–139.
— (1972): Primate evolution. An introduction to man's place in nature. New York-London: Macmillan Publ. Co.
SIMONS, E. L.; FLEAGLE, J. (1973): The history of extinct Gibbon-like primates. In: RUMBAUGH, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang. **2**, 121–148. Basel: Karger.
SIMONS, E. L.; ANDREWS, P.; PILBEAM, D. R. (1978): Cenozoic Apes. In: MAGLIO, V. J.; COOKE, H. B. S. (eds.): Evolution of African mammals. 120–146. Cambridge: Harvard Univ. Press.
SIMPSON, G. G. (1931): A new classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **59**, 259–293.
— (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **85**, XVI + 350.
— (1963): The meaning of taxonomic statements. In: WASHBURN, S. L. (ed.): Classification and human evolution. 1–31. Chicago: Aldine Publ. Comp.
SZALAY, F. S.; DELSON, E. (1979): Evolutionary history of the primates. New York-London: Acad. Press.
THENIUS, E. (1969): Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). Handbuch d. Zool. **8** (2) Berlin: de Gruyter.
— (1972): Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Jena: VEB G. Fischer.
— (1979): Die Evolution der Säugetiere. Eine Übersicht über Ergebnisse und Probleme. Stuttgart: G. Fischer.
WASHBURN, S. L. (ed.) (1963): Classification and human evolution. Chicago: Aldine Publ. Co.
WEBER, M. (1904): Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Jena: G. Fischer.
— (1928): Die Säugetiere. II. 2. Aufl. Jena: G. Fischer.
ZAPFE, H. (1960/1961): Die Primatenfunde aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (Devinská Nová Ves), Tschechoslowakei. Schweizer. Paläont. Abh. **78**, 1–293.
— (1969): Primates. Catalogus Fossil. Austriae. **13** (3), 1–16. Wien: Springer.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. ERICH THENIUS, Institut für Paläontologie der Universität, Universitätsstraße 7/II, A-1010 Wien

New karyotypes of Brazilian Akodont rodents with notes on taxonomy

By VILNA MAIA and A. LANGGUTH

Laboratório de Genética, Depto. de Biologia Geral, Universidade Federal de Pernambuco and Depto. de Biologia, Universidade Federal da Paraiba

Receipt of Ms. 1. 10. 1980

Abstract

Reported new G-banded karyotypes of *Akodon arviculoides* and *Bolomys lasiurus* (= *Zygodontomys lasiurus*) from northeastern Brazil with comments on the taxonomy of this last species. Several morphological and cytogenetical evidences indicate that the species *lasiurus* would not belong to the genus *Zygodontomys* but, should be included in the genus *Bolomys*. *Bolomys lasiurus* (= "*Zygodontomys*" *lasiurus*) showed karyotypes of 2n = 34 and 33, FN = 34 and this variation in diploid number

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4604-0241 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 241–249

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

is due to a centric fusion process involving pairs 6 and 7. The karyotype of 2n = 34 confirms the earlier diploid number already described for this species.

Akodon arviculoides, 2n = 16, FN = 26 and 25 presented a chromosomal polymorphism in pair 4 that shows a pericentric inversion in a heterozygous state. Karyotype of 2n = 16 represents one of the homozygous forms of the polymorphism of pair 1. The 2 other forms were described in specimens with 2n = 14 and 2n = 15 from southeastern Brazil, and also contribute with 2 new variants to the ten already reported, in this highly polymorphic species, by earlier authors.

Introduction

Among cricetid rodents a considerable number of related genera are grouped in the Neotropical tribus Akodontini (Vorontzov 1959) some of which have shown a high interspecific chromosome multiformity and remarkable intraspecific and intrapopulational sex chromosome and autosomal polymorphisms. Bianchi et al. (1971) reviewed the data on 13 species and 7 subspecies of *Akodon, Bolomys* and *Abrothrix* and pointed out some shared chromosomal characteristics between them: a. a high frequency of fusion-fission events involving the first pair of autosomes in *Akodon* sp. (Laguna Larga), *A. dolores, A. molinae* and "*A. illuteus*"; b. the constant presence of a pair of minute metacentric autosomes in all species studied (shared chromosomes); c. a high variability in the sexual chromosome pair of some species (*Akodon azarae, A. varius simulator* and *A. boliviensis*).

Further studies have been carried out with material from Brazil such as *Akodon arviculoides, Akodon* sp., *Akodon (Thaptomys) nigrita nigrita* and "*Zygodontomys*" *lasiurus* (Yonenaga 1972, 1975; Yonenaga et al. 1975; Yonenaga-Yassuda 1979). These last authors have also verified: a. complex rearrangements, including fusion-fission events, in the first pair of autosomes in *A. arviculoides* (2n = 14, 2n = 15). The product of such rearrangement – a very large metacentric chromosome – differs from those observed by Bianchi et al. (1971) mainly in respect to its size. In *A. arviculoides*, chromosome 1 represents almost 37 % of its female haploid genome. b. presence of the pair of shared chromosomes in the three species. c. variability in the sexual chromosome pair in *Akodon* sp. and "*Zygodontomys*" *lasiurus*.

The present paper describes further chromosomal polymorphism in *A. arviculoides* and *Bolomys lasiurus* (= "*Zygodontomys*" *lasiurus*). We are placing this last species in the genus *Bolomys* on the basis of morphological and cytogenetical data.

Taxonomic remarks on *Bolomys lasiurus*

Thomas (1902) was the first author to include the species *Mus lasiurus* Lund in the genus *Zygodontomys* and to consider this genus as a member of the Akodont group (Thomas 1916). According to Tate (1932) *lasiurus* is a species of *Zygodontomys* but he includes it in the Oryzomine group. Such a classification was maintained by Gyldenstolpe (1932). Tate (1932) still recognized five groups of species in the genus *Zygodontomys*: the first three ones inhabiting the Neotropics north of the Amazon river, and the last two groups (including *lasiurus, arviculoides, tapirapoanus, orobinus* and *brachyurus*) south of that river.

Ellerman (1941) regarded *lasiurus* as "probably a member of the genus *Akodon*". Cabrera (1961) pointed out that Brazilian forms of "*Zygodontomys*" are very closely related to the genus *Akodon* and Hershkovitz (1962) found it rather difficult to establish a clear distinction between these forms and *A. varius, A. arviculoides* and *A. obscurus*. Based on their cytogenetic data, Gardner and Patton (1976) believed that "*Zygodontomys*" *lasiurus* was sharply distinct karyotypically from the other *Zygodontomys* and that it would be better to consider this species as a member of the genus *Akodon*. Actually, there

is a great difference between the karyotypes of *lasiurus*, 2n = 34 (Yonenaga 1975) and 2n = 34 and 33 (present paper) when compared with those of *Z. microtinus*, 2n = 88 (Gardner and Patton 1976) and 2n = 84 (Kiblisky et al. 1970) and *Z. brevicauda*, 2n = 84 (Gardner and Patton 1976).

The discrepancies over the genus *Zygodontomys* exist because authors have included in this genus species that actually belong to two different genera. One group of species which belongs to the "true" genus *Zygodontomys* (includes *Z. cherriei*, *Z. ventriosus*, *Z. seorsus*, *Z. sanctamartae*, *Z. brunneus*, *Z. punctulatus*, *Z. stellae*, *Z. thomasi*, *Z. microtinus* and *Z. brevicauda*. Hershkovitz [1962] considers that all these forms should be better classified as subspecies of *Z. brevicauda*). Morphologically this genus is characterized by a skull with a long palate extending beyond the last molars, a long braincase, opisthodont incisives, paralofule absent, interparietal broad anteroposteriorly, phallus with prominent paratoid lobes, spineless outcurved urethral flap and a configuration of the dorsal crater rim similar to Oryzomines (Hooper and Musser 1964). The other group that belongs to the genus *Bolomys* includes, according to Reig (1978), the following species: *B. obscurus* (including *benefactus*), *B. amoenus*, *B. lactens* (including *orbus*, *negrito* and *leucolimnaeus*), *B. lenguarum* (including *tapirapoanus*) and *B. lasiurus* (including *brachyurus*, *fuscinus* and *pixuna*). The species *arviculoides* also mentioned as a synonym of *B. lasiurus* actually does not belong to *Bolomys*. Morphologically *Bolomys* has a skull with a broad braincase, a short palate, orthodont incisors, paralofule present, interparietal narrow anteroposteriorly, midfrontal area with sharp strongly convergent edges. The configuration of bacular mounds, urethral processes and baculum approach conditions observed in *Akodon* (Hooper and Musser 1964).

One of us (A. L.) compared the holotype and several specimens of *Bolomys amoenus* (type species of *Bolomys*) with specimens of *B. obscurus* and *B. lasiurus* kept at the British Museum (N. H.) and concluded that these three species are very closely related and that they probably belong to a distinct and well defined group at the generic level within the Akodontini. Massoia and Fornes (1967) proposed *Cabreramys* for this distinct group of species and Reig (1978), who studied all the Akodonts in British Museum (N. H.) suggested a similar classification but used the name *Bolomys* Thomas for this genus since it has priority over *Cabreramys*.

There seems to be, from a cytogenetical and morphological point of view, a close similarity between *B. lasiurus* and *B. obscurus* found in Argentina, Uruguay and southern Brazil. They all have the same diploid number (2n = 34), all the autosomal pairs being telocentric chromosomes with the exception of the smaller shared pair which is a metacentric. The X chromosomes are telocentrics in both taxa and the Y, a submetacentric in the first and a telocentric in the last species. A comparison of the G-banding patterns showed a great similarity between their karyotypes (Kasahara, in litt.).

Material and methods

A total of 25 specimens of *Akodon arviculoides* and 70 of *Bolomys lasiurus* (= "Z." *lasiurus*) were collected at different localities (Fig. 1 and tabs. 1 and 2) in the State of Pernambuco, Brazil, in a region more than 2000 km from the localities where karyotypes of animals of the same species have previously been described.

Studies were carried out in skins and skulls of the specimens that are kept in the Collection "Projeto de Mamíferos do Nordeste" (PMN) of the Departamento de Biologia Geral, UFPe, Recife, Brazil. Chromosome preparations were obtained by using the technique of Ford and Hamerton (1956), slightly modified, in animals previously injected with colchicine 0.1 % solution (1 ml/0.1 kg for 2 hours). G-bands were produced by trypsin digestion and Giemsa staining (Seabright 1971).

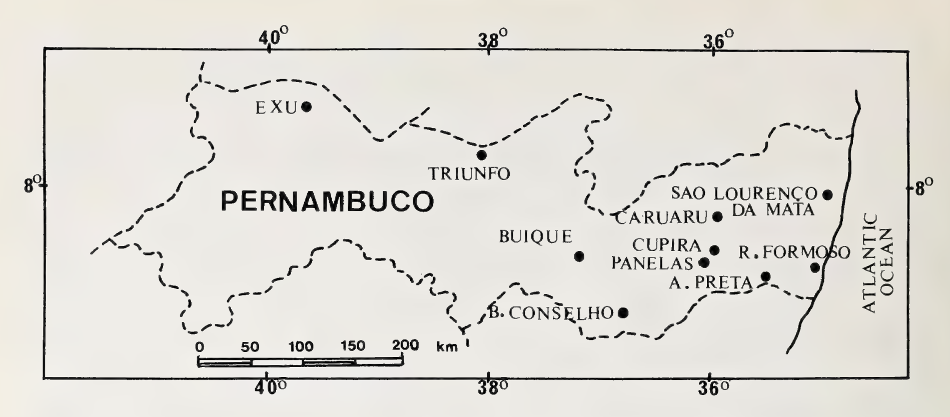


Fig. 1. Map of the State of Pernambuco, northeastern Brazil, showing the collecting localities of the specimens studied

Results

Akodon arviculoides

In all the 25 animals examined in this study the same chromosomal number of 2n = 16 was observed but not the same value of FN (Fig. 2 and 3). 23 specimens presented FN = 26, the complement being composed of 3 large submetacentric pairs (1, 2 and 3), two metacentric pairs of medium size (4 and 5), one acrocentric pair of medium size (6) and a pair of minute metacentrics (7). The heteromorphic XY pair was identified as consisting of 2 acrocentric chromosomes with different sizes. Two animals showed FN = 25. This difference in chromosome arm number is due to a heterozygous pericentric inversion, identified by G-banding, as present in pair 4.

Chromosome nomenclature used in this paper differs from that used by Yonenaga-Yassuda (1979) (see Fig. 2).

Bolomys lasiurus (= *"Zygodontomys" lasiurus*)

Two different chromosomal complements were found within the sample of 70 animals (Tab. 2). In 67 specimens a diploid number of 34 was established with FN = 34, the complement being composed of 15 pairs of acrocentrics grading in size and one pair of minute metacentrics, the shared chromosomes, similar to pair 7 of *Akodon arviculoides.*

Table 1

Diploid, fundamental number and collecting localities of *Akodon arviculoides* from Pernambuco, Brazil

2n	NF	Locality	Sex and specimen number
16	25	Bom Conselho	♂ PMN 165[1]
16	26	Rio Formoso	♀ PMN 319[1]–353[1]–354[1]–377[1]–410[1]–451[1]–452[1]–460[1]–461[1]
16	26	Rio Formoso	♂ PMN 262[1]–352[1]–361[1]–430–449[1]
16	25	São Lourenço	♀ PMN 381
16	26	São Lourenço	♀ PMN 419[1]
16	26	São Lourenço	♂ PMN 263[1]–295–301[1]–302[1]–413–420[1]–472[1]–473[1]

PMN = "Projeto Mamiferos do Nordeste".
[1] Animals with skull and skin preserved.

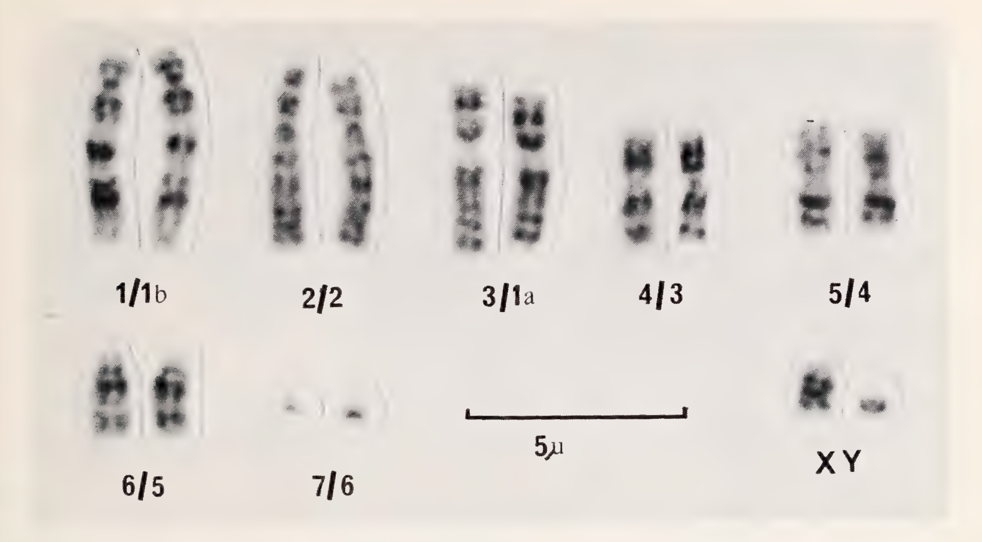


Fig. 2. G-banded karyotype of *Akodon arviculoides*, 2n = 16, FN = 26, ♂, specimen Nr. PMN 302. The first number under the chromosomes corresponds to our nomenclature, the second one to that of YONENAGA-YASSUDA (1979)

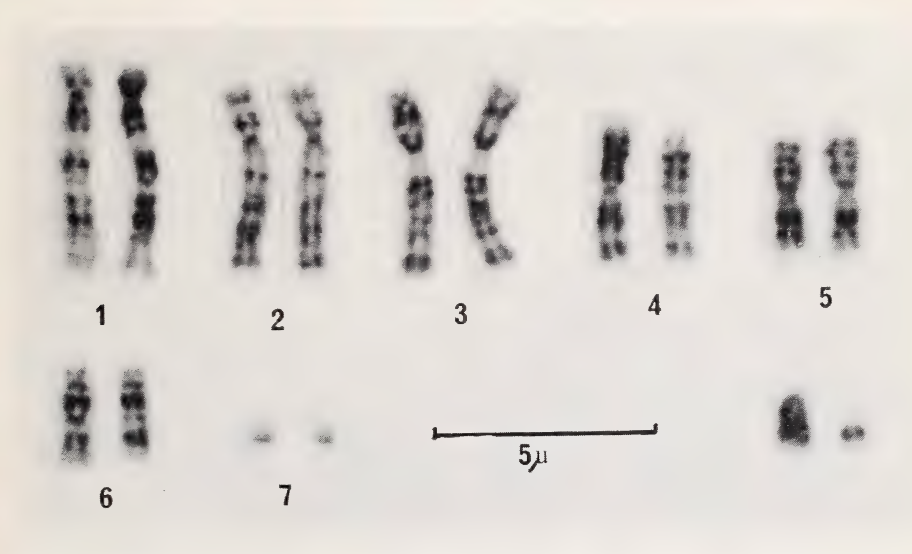


Fig. 3. G-banded karyotype of *Akodon arviculoides*, 2n = 16, FN = 25, ♂, specimen Nr. PMN 165

The X chromosome is a medium sized acrocentric and the Y a small submetacentric. Three animals with diploid number of 33, FN = 34, showed the existence of three chromosomes apparently without homologues: a large metacentric one and 2 acrocentrics which are similar in size to the arms of the metacentric chromosome. Through G-banding we could identify a Robertsonian centric fusion involving the chromosomes pairs 6 and 7 (Fig. 4 and 5).

Table 2

Diploid numbers and collecting localities of *Bolomys lasiurus* from Pernambuco, Brazil

2n	Locality	Sex and specimen number
34	Buique	♀ PMN 17–18–19–25–26–31–38–39–40
34	Bom Conselho	♀ PMN 114–117–221–222
34	Bom Conselho	♂ PMN 133[1]–115–116–223–471[1]
34	Panelas	♀ PMN 119–126–127–137–141
34	Panelas	♂ PMN 140
34	Cupira	♀ PMN 155–156–162–163
34	Cupira	♂ PMN 157–158–160–161
34	Agua Preta	♀ PMN 247
34	Rio Formoso	♀ PMN 388
34	Rio Formoso	♂ PMN 255[1]–271[1]–368[1]
34	Triunfo	♀ PMN 338–339–340
34	Triunfo	♂ PMN 323
34	Exu	♀ PMN 78[1]–79–86[1]–88[1]–92–370[1]–371[1]–384[1]–400[1]
34	Exu	♂ PMN 89–93[1]–94–100–403[1]
34	Caruaru	♀ PMN 184[1]–185[1]–190[1]–309[1]
33	Caruaru	♀ PMN 312[1]
34	Caruaru	♂ PMN 187[1]–191[1]–195[1]–310[1]–315–318–320–321
33	Caruaru	♂ PMN 186[1]–311

PMN = "Projeto Mamiferos do Nordeste".
[1] Animals with skull and skin preserved.

Discussion

The species *Akodon arviculoides* deserves interest owing to the occurrence of complex rearrangements in pair 1 and a high frequency of pericentric inversions in other autosomes. Our chromosomal data of specimens from northeastern Brazil show that the species has even more variation than described in the papers by Yonenaga (1972), Yonenaga et al. (1975) and Yonenaga-Yassuda (1979) where a high frequency of chromosomal polymorphism was reported for animals collected in southeastern Brazil. These authors have found pericentric inversions in pairs 2 and 3 of the complement 2n = 14, forming therefore

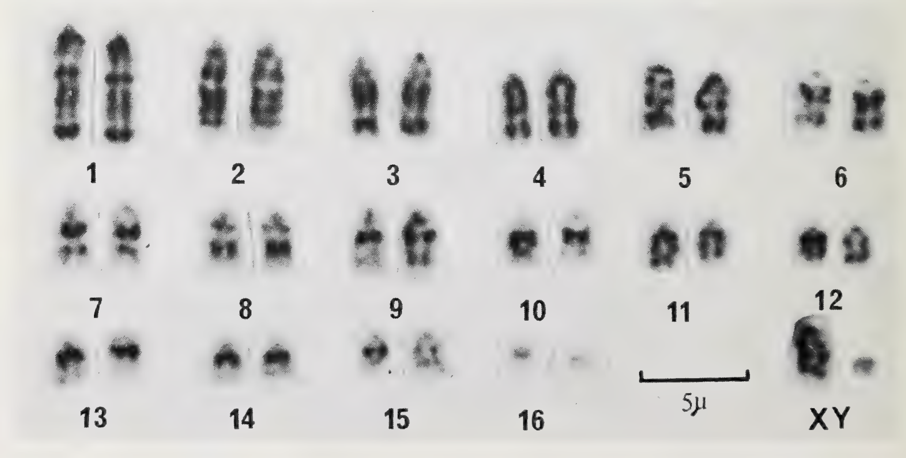


Fig. 4. G-banded karyotype of *Bolomys lasiurus*, 2n = 34, FN = 34, ♂, specimen Nr. PMN 133

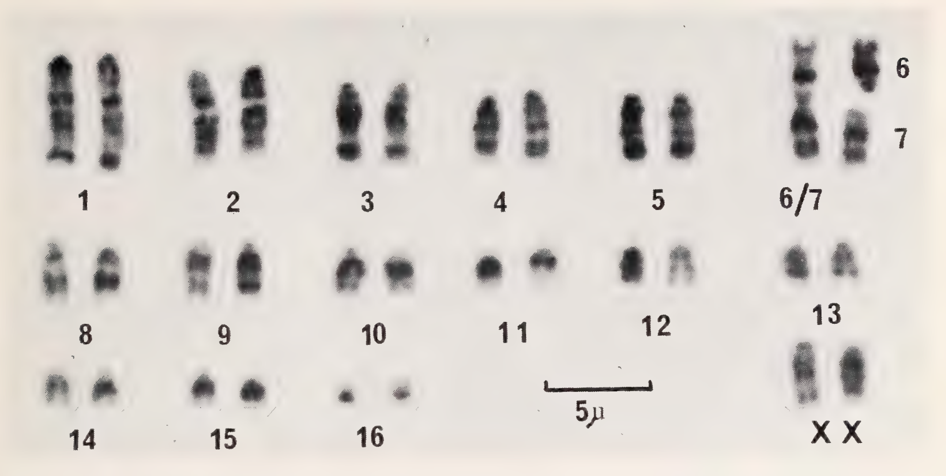


Fig. 5. G-banded karyotype of *Bolomys lasiurus* 2n = 33, FN = 34, ♀, with centric fusion between chromosomes 6 and 7. Specimen Nr. PMN 312

six different kinds of karyotypes. In our material with complement of 2n = 16, pair 4, which corresponds to pair 3 of the complement 2n = 14, has also a pericentric inversion in a heterozygous state in 2 of the 25 animals studied. Such rearrangement seems exactly identical in both of these complements. The degree of chromosomal variability in the samples from São Paulo and Rio de Janeiro is considerable higher than in our material. In addition to those six different karyotypes another four forms have been described (Yonenaga-Yassuda 1979) with 2n = 15, showing also inversions in pairs 2, 3 and 5. The diploid number of 15 is due to a complex rearrangement in pair 1, represented by a large metacentric and two submetacentric chromosomes. This polymorphism was basically explained by two alternative mechanisms: a. pericentric inversions in two submetacentrics, followed by centric fusion; b. chromosomal dissociation of the large metacentric followed by a pericentric inversion in one of the new chromosomes and activation of the latent centromere in the other one with a paracentric inversion. In our sample all animals have a diploid number of 16, having two pairs of submetacentrics (1 and 3) with the same banding patterns of those found in a single state in the karyotype 2n = 15 (1a and 1b). Thus it is clear that in the karyotypes with 2n = 16, 2n = 15 and 2n = 14 we find the three expected forms of the polymorphism of pair 1. Based on the generalized assumption that centric fusion is more prone to happen in rodents than fission events, one can speculate that 2n = 16 is the basic and ancestral karyotype.

Centric fusion was also observed in *B. lasiurus* with 2n = 33 and such an event reported here for the first time in this species, involves one chromosome of pairs 6 and 7. G-bands in the long and short arms of the metacentric chromosome are similar to G-bands of chromosomes 6 and 7 respectivelly. Similar rearrangements other than in pair 1 have been noticed in pairs 3, 4 and 5 in the akodontine *A. dolores* (Kiblisky et al. 1976). The karyotype of 2n = 34 found in the animals reported here, is similar to that observed in the specimens described by Yonenaga (1975) and G-banding patterns are identical to the ones studied by Kasahara (in litt.).

The animals with 33 chromosomes have been found in a limited area located at Serra dos Cavalos, Caruaru, Pernambuco, about 700 m above sea level. All the animals which were captured at different localities around this area showed 34 chromosomes (see fig. 1). Probably the centric fusion in animals with 2n = 33 originated in this area and has not yet spread to nearby populations.

The karyotype of *B. lasiurus* presents, as in other species of akodonts, the shared chromosome pair (16). An identical pair as well as heteromorphism in the X chromosome was described by YONENAGA (1975) for this species. Overall inspection of banding patterns published by BIANCHI et al. (1976) in *A. molinae, A. azarae* and *A. obscurus* suggests that G-banding homology in most chromosomes will probably be found when careful comparisons of the karyotypes of *B. lasiurus* with the latter species are made. Such homologies have been found by KASAHARA (in litt.) between at least 11 chromosome pairs of *B. lasiurus* and *B. obscurus.*

Acknowledgements

We are indebted to Dr. CELIO RODRIGUES, SUCAM, Pe, for providing us with part of the specimens used in this work, to Dr. Y. YONENAGA-YASSUDA for suggestions on the preparation of manuscript and to Dr. MICHAEL P. T. GILLETT for improving the english version.

Zusammenfassung

Neue Karyotypen von akodonten Rodentia aus Brasilien und Anmerkungen zur Taxonomie

Neue Karyotypen (G-Banden-Färbung) von *Akodon arviculoides* und *Bolomys lasiurus* (= *Zygodontomys lasiurus*) aus dem nordöstlichen Brasilien werden beschrieben. Die Taxonomie von *B. lasiurus* wird erörtert. Morphologische und zytogenetische Befunde zeigen, daß die Art *lasiurus* nicht zur Gattung *Zygodontomys* gehört, sondern zur Gattung *Bolomys* gestellt werden muß. *Bolomys lasiurus* hatte 2n = 34 oder 33 Chromosomen bei einer FN = 34. 34 Chromosomen sind die Norm und wurden schon früher für diese Art angegeben. Im Falle der Individuen mit 33 Chromosomen sind die Autosomen 6 und 7 einmal zentrisch fusioniert.

Akodon arviculoides hatte stets 2n = 16 Chromosomen, aber eine FN = 26 oder 25. Der Unterschied beruht auf einer perizentrischen Inversion von Autosom 4. Bereits früher sind aus Südost-Brasilien Tiere mit 2n = 14 und 15 Chromosomen beschrieben worden. Sie besitzen 2 bzw. 1 große, metazentrische Autosomen Nr. 1, die den submetazentrischen Autosomen Nr. 1 + 3 der Tiere mit 16 Chromosomen entsprechen.

References

BIANCHI, N. O.; REIG, O. A.; MOLINA, O. J.; DULOUT, F. N. (1971): Cytogenetics of the South American Akodont rodents (Cricetidae). I. A progress report of Argentinian and Venezuelan forms. Evolution **25**, 724–736.

BIANCHI, N. O.; VIDAL-RIOJA, L.; BIANCHI, M. S. (1976): Cytogenetics of the South American akodont rodents (Cricetidae). II. Interspecific homologies of G-banding patterns. Cytologia **41**, 139–144.

CABRERA, A. (1961): Catalogo de los mamíferos de America del Sur. Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat.; Buenos Aires **4**, 309–732.

ELLERMAN, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. With a list of named forms (1758–1936) by R. W. HAYMAN and G. W. C. HOLT. Vol. II Muridae. London: Trust. Brit. Mus., 1–690.

FORD, C. E.; HAMERTON, J. L. (1956): A colchicine hypotonic citrate squash sequence for mammalian chromosome. Stain Technology **31**, 247–251.

GARDNER, A. L.; PATTON, J. L. (1976): Karyotypic variation in Oryzomine rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the Neotropical cricetine complex. Occas. Papers Mus. Zool. Louisian. State Univ. **49**, 1–48.

GYLDENSTOLPE, N. (1932): A manual of Neotropical Sigmodont rodents. Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl. **11**, No 3, 1–164.

HERSHKOVITZ, P. (1962): Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae), with special reference to the Phyllotine group. Fieldiana Zool. **46**, 1–524.

HOOPER, E. T.; MUSSER, G. G. (1964): The glans penis in Neotropic cricetines (family Muridae) with comments on classification of muroid rodents. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan **123**, 1–57.

KIBLISKY, P.; LÖBIG, I.; REIG, O. A. (1970): Estudio cromosomico en diversas poblaciones del raton llanero, *Zygodontomys microtinus* Thomas (Rodentia – Cricetidae). Acta Cient. Venez. **21**, 35.

KIBLISKY, P.; MERANI, S.; MOLINA, O.; BIANCHI, N. O. (1976): Citogenetica de los roedores sudamericanos akodontinos (Cricetidae). III. Polimorfismos cromosómicos intraespecíficos en *Akodon dolores* (Thomas). Mendeliana **1**, 97–103.

MASSOIA, E.; FORNES, A. (1967): El estado sistemático, distribución geográfica y datos etoecológicos de algunos mamíferos neotropicales (Marsupialia y Rodentia) con la descripción de *Cabreramys*, género nuevo (Cricetidae). Acta Zool. Lilloana **23**, 407–430.

REIG, O. A. (1978): Roedores cricetidos del Plioceno superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Publ. Mus. Mun. Cien. Nat. Mar del Plata "Lorenzo Scaglia" **2**, 164–190.
SEABRIGHT, M. (1971): A rapid banding technique for human chromosomes. Lancet **2**, 971–972.
TATE, G. H. H. (1932): The taxonomic history of the South and Central American Oryzomine genera of rodents (excluding *Oryzomys*): *Nesoryzomys, Zygodontomys, Chilomys, Delomys, Phaenomys, Rhagomys, Rhipidomys, Nyctomys, Oecomys, Thomasomys, Inomys, Aepeomys, Neacomys.* and *Scolomys.* Amer. Mus. Novit. **581**, 1–28.
TOMAS, O. (1902): On mammals from the Serra do Mar of Paraná collected by Mr. Alphonse Robert. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7, **9**, 59–64.
— (1916): The grouping of the South-American Muridae commonly referred to *Akodon.* Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 8, **18**, 336–340.
VORONTZOV, N. N. (1959): Sistema khomiakov (Cricetinae) mirovoi fauny i ikh filogeneticheskie sviazi. Biol. Mosk. Obshtch. isp Prirody Otd. Biol. **64**, 134–137.
YONENAGA, Y. (1972): Chromosomal polymorphism in the rodent *Akodon arviculoides* ssp. (2n = 14) resulting from two pericentric inversions. Cytogenetics **11**, 488–499.
— (1975): Karyotypes and chromosome polymorphism in Brazilian rodents. Caryologia **28**, 269–286.
YONENAGA-YASSUDA, Y. (1979): New karyotypes and somatic and germcell banding in *Akodon arviculoides* (Rodentia, Cricetidae). Cytog. Cell Genet. **23**, 241–249.
YONENAGA, Y.; KASAHARA, S.; ALMEIDA, E. J. C.; PERACCHI, A. L. (1975): Chromosonal banding patterns in *Akodon arvivuloides* (2n = 14), *Akodon* sp. (2n = 24, 25), and two male hybrids with 19 chromosomes. Cytog. Cell Genet. **15**, 388–399.

Authors' addresses: Dr. VILNA MAIA, Laboratório de Genética, Depto. Biologia Geral, UFPe, 50.000 Recife, Brazil; Dr. ALFREDO LANGGUTH, Depto. de Biologia, CCEN, Campus Universitário UFPb, 58.000, João Pessoa, Brazil

Winter diet of *Felis lynx* L. in SE Finland as compared with the nutrition of other northern lynxes

By E. PULLIAINEN

Department of Zoology, University of Oulu

Receipt of Ms. 2. 12. 1980

Abstract

Studied the contents of 88 stomachs and 45 intestines of *Felis lynx* L. killed in winter in SE Finland, where no roe deer (*Capreolus capreolus* L.) were available. Four out of every five digestive tracts contained remains of hare, which accounted for 86 % of the weight of the stomach contents, the rest consisting of domestic and ranch animals, a red fox, small rodents, tetraonids and a redpoll. No significant dietary difference was found between the sexes.

Support was noted for the theory that female lynx are small because of their low total energy requirements and their ability to channel large amounts of excess energy into reproduction, and the males are large as a result of sexual selection.

A literature review shows that *F. lynx* hunts roe deer when available, and its large body size may thus be an adaptation to the use of roe deer as a food, while the reduced body size of *F. pardina* Oken, would be an adaptation to the use of rabbit-sized prey in warm climates. In northern North America, where there are no mammals of the size of the roe deer available, *F. canadensis* Kerr, similar in size to *F. pardina,* feeds mainly on snowshoe hares.

Introduction

At the very beginning of the Villafranchian, the Issoire lynx (*Felis issiodorensis* Croizet and Jobert) crossed along the Bering Bridge from North America into Eurasia and reached Europe, where it has been recorded at numerous sites dating from later in that era (KURTÉN

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4604-0249 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 249–259

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

1968). The dentition of this Issoire lynx, which resembled a small puma, was of the lynx type, and KURTÉN (1968) regards the evolution of the nothern species of lynx (*F. lynx* L., *F. pardina* Oken and *F. canadensis* Kerr) as an adaptation to the use of hare as the main prey.

F. lynx is the biggest of the three lynx species (SLÁDEK et al. 1963; PULLIAINEN 1974; BURT and GROSSENHEIDER 1976). Usually large predators have potentially better chances of accepting larger prey than do smaller ones (e. g. MOORS 1980), and predators also tend to optimize their food intake by maximizing the energy gained in relation to feeding effort (GRIFFITHS 1975).

Fluctuations in the populations of the North American *F. canadensis* have been held to reflect cycles in the abundance of the snowshoe hare (*Lepus americanus* Erxleben) (ELTON and NICHOLSON 1942; KEITH 1963). *F. pardina*, similar in size to *F. canadensis*, is known as a small game hunter (e. g. DELIBES et al. 1975), but the Eurasian northern lynx, *F. lynx*, is known to kill a variety of animals from small rodents to ungulates (DULKEIT 1953; HAGLUND 1966; SUMINSKI 1973; PULLIAINEN 1974; PULLIAINEN and HYYPIÄ 1975; HELL 1978; BIRKELAND and MYRBERGET 1980; JONSSON 1980).

The males of the lynx are larger in size than the females (e. g. STOLLMANN 1963). A great attention has been paid recently to this kind of sexual dimorphism in carnivorous mammals (e. g. RALLS 1977; ERLINGE 1979; POWELL 1979; SIMMS 1979; MOORS 1980; PULLIAINEN 1980c), and several theories have been presented, but little has been said of the lynx in this respect.

The purpose of the present paper is to provide sex-specific records on the winter nutrition of *F. lynx* in SE Finland, and to compare these results with the diet of *F. lynx*, *F. pardina* and *F. canadensis* in other parts of the northern hemisphere.

Material and methods

The stomach contents of 88 (50 males, 34 females and 4 unknown) lynx killed in the southeastern quarter of Finland in the winters of 1967/68–1979/80 were studied. The lengths of 55 intestines (from pylorus to anus) and the contents of 45 intestines were recorded. Usually there was similar food matter in the stomach and the duodenum, but if there was fresh food in the stomach, no material in the intestinum tenue and material again in the intestinum crassum, the latter was regarded as originating from a different source from that in the stomach. Hairs and feathers from the various prey animals were used for identification, these being washed before examination.

Table 1

Data on the stomach and/or intestine contents of 88 lynx killed in E and SE Finland in the winters of 1967/68–1979/80

Food item	Frequency	Weight of stomach contents	
	%	g	%
Lepus timidus and *L. europaeus*	79.5	20678	86.3
Domestic cat	4.1	2465	10.3
Domestic dog	0.8	124	0.5
Vulpes vulpes	0.8	+	+
Ranch arctic fox	0.8	+	+
Ranch rabbit	0.8	+	+
Microtus agrestis	0.8	+	+
Microtidae, sp.	0.8	+	+
Unidentified mammal	1.6	+	+
Lyrurus tetrix	2.5	400	1.7
Tetrao urogallus	2.5	277	1.2
Tetrastes bonasia	1.6	+	+
Acanthis flammea	0.8	+	+
Unidentified matter	1.6	20	0.1
Plant matter	3.2	+	

The amount of matter in the digestive tract varied from a few hairs to 1287 g (fresh weight) in the stomach. As pointed out by Birkeland and Myrberget (1980), hairs from certain food species may remain in the stomach for a longer time than those from other items. The composition of the diet of present lynx was so simple and clear, however, that this error must be minimal.

The majority of the present lynx were killed either as a result of hunting, with or without dog(s), or in traffic accidents, only a few being caught in traps set for red foxes. When a lynx is hunted for a long time, it seldom eats (Haglund 1966). Usually, however, the lynx has been hunting during the night and itself is hunted by man during the following daylight hours. Thus the present data can be regarded as generally representative of the winter diet of the species in southeastern Finland.

The great majority of the present lynx were killed in January–March, when there was snow on the ground. The available potential prey animals included the mammals *Sciurus vulgaris* L., *Vulpes vulpes* L., *Felis domestica* L., *Canis familiaris* L., *Lepus timidus* L., *Lepus europaeus* Pall., and *Alces alces* L., (but not *Cervus elaphus* L., *Odocoileus virginianus* Zimm., *Rangifer tarandus* L. and *Capreolus capreolus* L.), and the tetraonid birds *Lyrurus tetrix* L., *Tetrao urogallus* L. and *Tetrastes bonasia* L. Populations of hares, squirrels and tetraonids are known to vary markedly from year to year (see Siivonen 1948), thus affecting their availability. From the standpoint of the present study, it is significant that the lynx killings were distributed relatively evenly over the 13 winters, thus covering different availability levels of the potential food items.

Results

Felis lynx

Diet of Finnish lynx. Only one of the 45 digestive tracts studied was completely empty, and 13 of the 88 stomachs. The mean weight of fresh animal matter in 66 stomachs was 394,2 (SD = ± 371.9) g. Table 1 shows that hares were clearly the most important food item, confirming the result of a preliminary study by Pulliainen and Hyypiä (1975). Mammals comprised nine tenths of the diet. Remains of two ranch animals (an Arctic fox and a rabbit) were found among the stomach contents. The lynx in the settled areas of Finland also move around in the vicinity of farms and other houses, and succeed in killing cats and dogs now and then. Lingonblad (1952) notes that red foxes belong to the diet of the lynx (cf. Haglund 1966). It is notable that only two microtid voles were represented in the animal matter identified. Kills of red squirrels by lynx have also been recorded earlier in the present study area, as also has predation upon the semi-domestic reindeer in Lapland (Pulliainen 1974).

Table 2

Comparison of the winter diets of the 45 male and 31 female lynx killed in SE Finland

Food item	Proportion (%) of weight of stomach content	
	Female	Male
Hare	75.0	83.3
Domestic cat	0.0	7.6
Domestic dog	1.9	0.0
Red fox	0.0	1.5
Ranch arctic fox	0.0	1.5
Ranch rabbit	0.0	1.5
Field vole	1.9	0.0
Unidentified vole	1.9	0.0
Unidentified mammal	1.9	1.5
Hazel grouse	1.9	1.5
Black grouse	5.8	0.0
Capercaillie	1.9	1.5
Redpoll	1.9	0.0
Other items	5.7	0.0

Out of the 45 digestive tracts examined, 8 contained one prey species, 34 two and 3 three, while among the 88 stomachs, 69 contained one and 6 two prey species. There was no sex-related difference in the composition of the diet (Table 2), nor were there any differences between the diets of the adults, sub-adults and juveniles (proportions of hares 85.7, 100.0 and 83.3 % respectively). In all cases hares comprised at least two-thirds of the food taken in, the ratio of 3:1 for *L. timidus: L. europaeus* suggesting that the lynx had also hunted in the vicinity of fields (for resting sites of the hares, see LIND 1963).

BIRKELAND and MYRBERGET (1980) found that the male lynx had a relatively small volume of food in their stomach in February, which they assumed to be related to rutting. The same finding was recorded also here, the mean weight of food in the stomachs of the adult male lynx killed in February–March (370 ± 388 g, n = 21) being smaller than that recorded during the other winter months (588 ± 585 g, N = 7).

Table 3

Occurrence of depot fat around the kidneys of *F. lynx* killed in SE Finland in winter

Fattening rate	No. of cases	%
0	3	5.8
1	7	13.5
2	17	32.7
3	25	48.1
Total	52	100.1

Scale: 0 = 0–10 %, 1 = 11–40 %, 2 = 41–70 % and 3 = 71–100 % of the surface of the kidneys covered by fat.

The body condition of a lynx may be evaluated on the basis of the amount of depot fat around the kidneys. Less than 20 % of the present animals had under 40 % of the surface area of the kidneys covered by fat (Table 3), indicating that they were generally in good condition. Only abandoned juveniles younger than nine months were in very poor condition, or had even died of starvation (see also HAGLUND 1966; PULLIAINEN 1974).

Plant matter in the digestive tracts was represented only by a few pine and spruce needles and some small sticks.

According to a previous study (PULLIAINEN and HYYPIÄ 1975) 43 % of the lynx's attacks on hares and 9 % on black grouse were successful.

Diet of the Scandinavian lynx. HAGLUND (1966) studied the diet of lynx in areas of Sweden where reindeer, roe deer, or only small game were available. The following food items were identified in the contents of 46 stomachs: 6 reindeer, 7 roe deer, 6 hares, 2 tetraonids, 2 red foxes and 3 other items. BIRKELAND and MYRBERGET (1980) calculated that the diet of the Swedish lynx includes 25 % hares and 54 % cervids. Cervids were killed preferentially whenever available, otherwise small game. Trackings of lynx in the snow revealed that 45 out of 64 attacks on reindeer resulted in a kill, and 23 out of 35 attacks on roe deer. Correspondingly, 35 % of attacks on hares and 29 % on tetraonids were successful. JONSSON (1980) emphasizes the importance of the roe deer in the diet of lynx when available. A lynx was reported to kill a roe deer in Sweden every sixth day.

Cervids also appeared to be an important source of food for the lynx in Norway. According to BIRKELAND and MYRBERGET (1980), 164 of the 185 animals identified from 146 lynx stomachs, were mammals (89 %), mainly cervids (reindeer, roe deer and one moose calf). *Lepus timidus* constituted 19 %, and cervids 53 %. Among the other food items there was one cat, two red foxes and three mustelids. Surprisingly, 35 % of the stomachs contained various amounts of vegetable matter.

Diet of the lynx of NW European Soviet Union. In Soviet Karelia hares comprised 80 % of the diet of the lynx, tetraonids 16.3 % and other items 3.7 % (DANILOV et al. 1979). There are very few roe deer available in this area (DANILOV 1979). In the northern part there are wild forest reindeer, but they are very seldom killed by the few lynx present. In the south wild boar (*Sus scrofa* L.) and beavers (*Castor fiber* L.) are also killed by lynx now

and then. 28.7 % of the attacks on hares by lynx are successful, and 27.8 % of these on tetraonids. DANILOV et al. (1979) have found lynx feeding on carcasses and moving about in the vicinity of houses and fur farms when there is scarcity of food in the forests.

Diet of lynx of eastern Central Europe. In the Western Carpathian mountains analysis of the contents of 88 lynx stomachs gave the following result (freq. –%): roe deer 52.3 %, red deer *(Cervus elaphus)* 12.3 %, small rodents 32,3 %, hares 3.1 %, tetraonids 4.6 %, red foxes 1.5 %, small birds 4.6 %, insects 4.6 % and sheep 1.5 % (HELL 1978). Another 38 stomachs of lynx killed in the Carpathians contained 14 % roe deer, 20 % wild boar, 20 % hares, 16 % tetraonids, 15 % rodents and 15 % other items (squirrels, martens, badgers, foxes, dogs and cats; LINDEMANN 1956).

Diet of the lynx in the Altai Mountains, Asia. According to DULKEIT (1953) the composition of the diet of the lynx is: roe deer 58.9 %, other deer 23.2 %, blue hares 7.1 %, capercaillie 2.0 %, carrion 5.3 % and domestic sheep 3.5 % (STROGANOV 1969).

Felis pardina

DELIBES et al. (1975) analysed 16 digestive tracts and 37 scats of *F. pardina* in the Iberian Peninsula and found rabbits in 86.8 % of them. Of the 85 prey animals identified, 56.5 % were rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.), 26.9 % rodents, 11.7 % birds of the size of *Turdus* and *Alectoris* and 4.9 % other items. DELIBES (1980) analysed 1537 droppings collected throughout two periods of one year in SW Spain. The main prey was the rabbit which amounted to 79 % of the prey captured and 85 % of the biomass consumed. The next in importance were the ducks (9 % and 7 % respectively) and the ungulates (mainly fawns of *Cervus elaphus* and *Dama dama*; 3 % and 5 % respectively). Predation on ungulates might be a kind of starvation-related mortality.

Felis canadensis

According to SAUNDERS (1963a) snowshoe hare was the most important prey of *F. canadensis* in Newfoundland and occurred in 73 % of the stomachs and scats collected throughout the year. Birds occurred in 21 %, and the rest of the material consisted of carrion (moose and caribou), small rodents and plant matter. BERGERUD (1971), however, concluded that the lynx was most likely responsible for the high losses of caribou calves on this island, since 84 out of 114 dead or dying calves found had been bitten by this predator.

The estimated winter diet of the lynx in Alberta, Canada, was 69 %hare, 17 % carrion, 11 % ruffed grouse (*Bonasa umbellus* L.), 2 % sharp-tailed grouse (*Pedioecétes phasianéllus* L.), 1 % red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus* Erxleben), and a trace of chichadee (*Parus* sp.) (NELLIS and KEITH 1968). Later studies in Alberta, other parts of Canada and Alaska (VAN ZYLL DE JONG 1966; NAVA 1970; NELLIS et al. 1972; BRAND et al. 1976; PARKER 1980) have confirmed the importance of hares in the diet of *F. canadensis*. A functional response by the lynx to declining densities of snowshoe hare (see also ELTON and NICHOLSON 1942) was reflected in a shift in the occurrence of squirrels, ruffed grouse and other birds, and increased use of carrion when available (BRAND et al. 1976). The dietary shift from snowshoe hares to alternative prey and carrion during hare lows did not compensate completely for the scarcity of this item, however, as a marked decrease in daily kill and consumption rates was observed from the winters with an abundance of hare to those marked by a scarcity (BRAND et al. 1976).

Discussion

The present review shows that mammals are clearly the most important food of the lynx throughout their ranges, their minimum proportion in the diet being around 80 % and a more usual figure being about 90 %. The majority of these food items are herbivores (e. g. cervids, wild boars, beavers, hares, rabbits and small rodents), but carnivores are also accepted (e. g. dogs, cats, red foxes, badgers and other mustelids). Even cannibalism occurs in the lynx (e. g. Elsey 1954; Pulliainen 1974; see also below).

Although small rodents would be available in vast numbers under snowless conditions, feeding on these alone would not be reasonable for the lynx, as at least 60 field voles would be required to equal the food biomass of one blue hare, or at least 25 ones to supply one meal for an individual of *F. lynx*. The same concerns red squirrels (see also Brand et al. 1976), in addition to which the larger Eurasian red squirrel, which lives in a supranivean environment in winter (Pulliainen 1973), is more difficult to catch than the smaller North American red squirrel, which lives in both subnivean and supranivean environments (Pruitt and Lucier 1957).

The daily food requirement of an adult *F. lynx* is at least 1.1 kg (Eisfeld 1978), usually 1.2–1.5 kg (Danilov et al. 1979), and that of the smaller *F. canadensis* 300–800 g less (Saunders 1963a; Brand et al. 1976). The largest amounts of food material found in the stomachs of Finnish *F. lynx* were 1240, 1268, 1286 and 1287 g. An adult Finnish blue hare *(L. timidus)* weighs at least twice this (Siivonen 1977), and a lynx in eastern Fennoscandia would usually eat a half of a hare at one time and hide the rest (Danilov et al. 1979; Pulliainen and Hyypiä unpublished observations). An adult hare must be close to the optimum prey size for a northern lynx, which prefers to feed on fresh meat, since Pulliainen and Hyypiä (1975) found that when hares and tetraonids were available, *F. lynx* seldom returned to feed on carrion.

A caribou calf seems to be the largest size of prey for *F. canadensis* and a female fallow deer for *F. pardina* (Delibes 1980). The large-sized *F. lynx*, on the other hand, may succeed in killing a moose calf (Birkeland and Myrberget 1980). Is is highly significant that the roe deer plays an important role in the nutrition of *F. lynx* wherever this prey is available in sufficient numbers (cf. Birkeland and Myrberget 1980). A lynx will only eat a small portion of this prey at a time, of course, and thus its significance in the food economy of the lynx depends on the predator's returning to feed on the carrion. Under cold winter conditions the carcass will freeze, but its short, strong jaws enable the lynx to feed on it all the same. Here the large-sized *F. lynx* is better placed than its small-sized counterpart *F. canadensis* living under similar winter conditions. Lynx which are having difficulties in obtaining food in Finland, have been seen feeding on a frozen cow carcass for weeks, for instance. Similarly predation by *F. lynx* on ungulates may be so frequent in the

Table 4

Intestine/body length ratio in *Felis lynx, Canis lupus* L. and *Gulo gulo* L.

All the specimens were killed in Finland and studied at the Department of Zoology, University of Oulu

Species	Number of specimens	Mean length of intestine (A) in metres	Mean length of body (B) in metres	Ratio A/B
Felis lynx	55	2.89	0.92	3.14
Canis lupus	39	5.40	1.17	4.62
Gulo gulo	4	5.26	0.84	6.26

Scandinavian Peninsula that carrion-feeders such a *Gulo gulo* L. may learn to follow the trails of lynx in order to feed on the carcasses remaining (Haglund 1966).

The three hunting methods used by the lynx which are easily detectable in snow, namely 1. following well-used prey runways, 2. concentrating movements in small areas of prey activity, and 3. using short-term "waiting beds", usually on ridges overlooking areas of prey activity or beside well-used prey runways, are apparently well-suited for encountering and securing hares (Brand et al. 1976), and also roe deer and other relatively small ungulates in snow, since the latter also use specific runways, especially in relatively deep snow, and their winter activities may be concentrated in somewhat restricted areas (e. g. those of the roe deer on the slopes of river valleys and in the vicinity of hay barns, see Markgren 1966; Pulliainen 1980a). Interestingly Danilov et al. (1979) describe how lynx use the same technique for hunting beavers; a lynx waited at a distance of 3–5 m from a beaver trail and 7–10 m from the waterline, from which point it succeeded in catching a beaver before it reached the water.

The stalking technique typical of hunting cats is used by the lynx when hunting tetraonids resting in snow cavities. These relatively large birds of the north, which are the most important avian prey of *F. lynx* and *F. canadensis,* are active during the daylight and/ or twilight hours and rest during the hours of darkness, often in the snow, thus being vulnerable to predation by lynx, which are out hunting when these birds are resting. A lynx can eat a tetraonid of the size of the black grouse at one time, but an adult female capercaillie is enough for two *F. lynx* and a male capercaillie for three.

Whereas Birkeland and Myrberget (1980) found vegetable matter in many stomachs, the present specimens contained very little plant matter, and this must have been taken in unintentionally. The structure of the digestive tract and the relative shortness of the intestine (Table 4) indicate that such vegetable matter cannot be of any significance for the nutrition of the lynx.

Sexual dimorphism in body size is a characteristic feature of northern lynxes. The male of *F. lynx*, for example, is found to weigh on average 2.8–7.2 kg more than the female in different parts of Europe (according to reviews by Suminski 1973; Pulliainen 1974, unpublished data). As in other carnivorous mammals, at least two theories can be advanced to account for this sexual dimorphism. Firstly, it may be a strategy for avoiding intraspecific competition by enabling the sexes to exploit different food resources (see also the review by Moors 1980), while according to the other explanation, the females are small because of their low total energy requirements and their ability to channel larger amounts of excess energy into reproduction, and males are large primarily as a result of sexual selection (see also the review by Moors 1980).

As in the sexually dimorphic mustelids (see Powell 1979a, b; Simms 1979; Erlinge 1979; Moors 1980; Pulliainen 1980c), this body-size characteristic of the lynx is maintained by conflicting selective pressures, a large size enabling an animal to exploit a wider size range in its prey, and a small size serving to keep daily energy expenditure low. The larger male lynxes usually have larger home ranges than the smaller females, which move about with their kittens (Saunders 1963b; Haglund 1966; Brand et al. 1976; Mech 1980). The home range of a female with kittens usually overlaps with that of a male, but those of two males usually do not even partly overlap (Saunders 1963b; Haglund 1966; Brand et al. 1976; Mech 1980). Thus it would be reasonable that a male and a female should exploit different prey and not be in competition for food. Birkeland and Myrberget (1980) found no difference in the occurrence of cervids (roe deer and reindeer) in the diet of adult male lynx between the periods May–November and December–April (65 and 67 % respectively), while the difference was marked in the adult females (39 % and 67 %). In the present study area there were no roe deer or reindeer available, nor was there any significant sex-specific difference in the diet (Table 2).

The food requirements of the smaller-sized lynx are certainly smaller than those of the

larger one (cf. the principle of BERGMANN's Rule). The females can be thought to be subject to selection for small size in order to reduce maintenance energy requirements during gestation, lactation and weaning, when energy is required for raising the kittens. Lynx kittens, usually born in May, develop very slowly and travel with their mother until February or March (HAGLUND 1966; PULLIAINEN 1974), and may still suckle in December (HAGLUND 1966). Young Fennoscandian individuals of *F. lynx* weigh 9–11 kg in December–January (HAGLUND 1966; PULLIAINEN 1974) and their food consumption can be estimated at 600–700 g/day (see also DANILOV et al. 1979). The mother eats first (BRAND et al. 1976), and thus in order that an adult hare should also provide enough food for the two young ones as well, it is reasonable that the food requirements of the mother should be as small as possible. As shown by the number of prey animals found in the stomachs of *F. lynx* (BIRKELAND and MYRBERGET 1980; the present data) an adult lynx or a litter may be obliged to kill more than one prey individual per night.

In the lynx, as in the mustelids, the males give no assistance with raising the litters, and thus there is no energy premium for reduced size. The adult males live alone in their own home ranges, but congregate in certain places during the rut. Such gathering of four adults on 14–15 March is described by HAGLUND (1966). A large body size would certainly be an advantage for a male in the bitter rutting fights, and this is consequently favoured through selection. HAGLUND (1966) records the killing of one male lynx by another on 20 March, and in another case in Sweden a strong male killed on old, weaker male (ANONYMOUS 1977).

There has been no size reduction in *F. lynx* as in the two smaller lynx species since the Pleistocene (KURTÉN 1968). In the Villafranchian there was no true hare in Europe, but only *Oryctolagus* rabbits and a *Hypolagus* species, an intermediate between the hares and rabbits. Hares of the genus *Lepus* entered Europe in the early Middle Pleistocene, and KURTÉN (1968) assumes that the typical hunting method of the northern lynx began to evolve at that time. His review shows that conjectures on the food habits of the Issoire lynx range from leopard-style arboreal stalking to rabbit hunting with *Oryctolagus* and *Hypolagus* as their staple food.

Against this background, the history of the lynx in Europe is interesting. *F. pardina* is one of the few endemic mammal species in Europe. *F. issiodorensis*, which crossed from North America to Eurasia at the beginning of the Villafranchian and spread even to the Iberian Peninsula during that period, is regarded as the ancestor of both the European lynx species. Even in the Late Pleistocene *F. pardina* was still nearly as large as *F. lynx* in the north (KURTÉN 1968), its body size being assumed to have diminished since the Ice Age, while that of *F. lynx* has not. *F. pardina* was not confined only to the Iberian Peninsula in the Late Pelistocene, but was also found in Central Europe, where its range overlapped with that of *F. lynx* (KURTÉN 1968), but the two species remained distinct and there is no evidence of interbreeding.

Since the same hunting technique can be used by the lynx to catch hares, rabbits and roe deer with about equal efficiencies in snow, it may be thought that the large body size of *F. lynx* is an adaptation to the use of roe deer under conditions in which the depth of snow does not exceed 50 cm (FORMOZOV 1946; PULLIAINEN 1980a), while the reduced body size of *F. pardina* is an adaptation to the obtaining of rabbit-sized prey under relatively warm climatic conditions (see also DELIBES 1980). The climate of the Iberian Peninsula during the Ice Age must have been colder than at present.

F. canadensis inhabits areas of North America which are even colder than southern Fennoscandia (BANFIELD 1974), but it is equal in size to *F. pardina* and very much smaller than *F. lynx*. This situation can be explained by the fact that there have not been any roe deer or deer of that size available in North America, so that the *F. canadensis* populations are dependent on local hare populations (see ELTON and NICHOLSON 1942; BRAND et al. 1976). *F. lynx* occurs in Finland in areas where no roe deer are available, but human land

use activities (forestry measures and hunting practices) serve to maintain rather dense hare populations. JONSSON (1980) emphasizes the dependance of the *F. lynx* population on the roe deer population in Sweden.

F. lynx has expanded its range to the north in Fennoscandia during the past two decades, even into areas where the species has not previously occurred (CURRY-LINDAHL 1969; MYRBERGET 1970; PULLIAINEN 1974, 1979; JONSSON 1978; HEGGBERGET and MYRBERGET 1980). The reasons for this trend are obviously manifold. Protection activities on the part of human agencies, the lack of wolves (see also PALMÉN 1913; PULLIAINEN 1980b), expansion of the roe deer to the north (see PULLIAINEN 1980a) and especially the availability of degenerated, overcrowded semi-domestic reindeer populations (e. g. HELLE 1980; PULLIAINEN and HAVAS 1980) have each for their own part promoted this development.

Acknowledgements

The author wishes to express his sincere gratitude to the following persons for their technical assistance: JOUKO IIVANAINEN, HEIKKI KANGASPERKO, EERO LINDGREN and ESKO RAJALA, to Dr. EINO ERKINARO and Assoc. Prof. SEPPO SULKAVA for commenting on the manuscript, and Mr. HEIKKI SUOMUS, Phil.Mag., Mr. SEPPO MATTILA, Pol.Mag. and Mr. REIJO POTERI (Ministry of Agriculture and Forestry) for helping in acquiring the lynx bodies.

Zusammenfassung

Zur Winterernährung von Felis lynx L. im südöstlichen Finnland im Vergleich mit der Nahrung von anderen nördlichen Luchsen

Zur Untersuchung kamen Mägen (n = 88) und Därme (n = 45) von *Felis lynx* L., die im Winter im südöstlichen Finnland erlegt wurden. In dieser Region sind keine Rehe *(Capreolus capreolus)* als mögliche Beutetiere vorhanden. 4 von 5 Verdauungstrakten enthielten vorwiegend Reste von Hasen: insgesamt 86 % des Gewichts der Magenfüllungen. Der übrige Teil bestand aus Haustieren, Pelztieren von Farmen, Rotfüchsen, kleinen Nagetieren, Tetraoniden und Birkenzeisigen. In der Zusammensetzung der Nahrung wurde zwischen beiden Geschlechtern kein wesentlicher Unterschied festgestellt.

Es wurde die Theorie bekräftigt, nach der weibliche Luchse klein sind, weil sie ein geringeres Bedürfnis an Totalenergie haben, und weil sie darüber hinaus größere Mengen überschüssiger Energie in die Aktivitäten der Fortpflanzung und Jungenaufzucht kanalisieren können. Die männlichen Luchse sind groß als Resultat sexueller Selektion.

Eine Literaturdurchsicht zeigt, daß *F. lynx* Rehe jagt, sofern sie vorhanden sind. Die größere Körpergestalt von Luchsen könnte deswegen als eine Adaptation an das größere Beuteobjekt Reh gedeutet werden. Demgegenüber kann die geringere Größe von *F. pardina* Oken in warmen Klimaten ebenfalls als Adaptation verstanden werden, jedoch an das kleinere Beuteobjekt Kaninchen. Im nördlichen Nordamerika, wo keine Säugetiere von der Größe des Rehes auftreten, jagt *F. canadensis* Kerr, der von gleicher Größe ist wie *F. pardina,* hauptsächlich Hasen.

References

ANONYMOUS (1977): Lodjur dödade lodjur. Jaktmarker och Fiskevatten **65**, 687.

BANFIELD, A. W. F. (1974): The Mammals of Canada. Toronto and Buffalo: University of Toronto Press.

BERGERUD, A. T. (1971): The population Dynamics of Newfoundland Caribou. Wildl. Monographs **25**, 1–55.

BIRKELAND, K. H.; MYRBERGET, S. (1980): The diet of the lynx *Lynx lynx* in Norway. Fauna norv. Ser. **A 1**, 24–28.

BRAND, C. J.; KEITH, L. B.; FISCHER, C. A. (1976): Lynx responses to changing snowshoe hare densities in Central Alberta. J. Wildl. Manage. **40**, 416–428.

BURT, W. H.; GROSSENHEIDER, R. P. (1976): A field guide to the mammals. Third edition. Boston: Houghton Mifflin Company.

CURRY-LINDAHL, K. (1969): The former occurrence of the lynx *(Lynx lynx lynx)* in Scandinavia. Mammalia **33**, 140–144.

Danilov, P. I. (1979): Novosely karel'skih lesov. Petrozavodsk: Akademia Nauka.

DANILOV, P. I.; RUSAKOV, O. S.; TUMANOV, I. L. (1979): Hiščnye zveri Severo-Zapada SSSR. Leningrad: Nauka.

Delibes, M. (1980): Feeding Ecology of the Spanish Lynx in the Coto Doñana. Acta theriol. **25**, 309–324.
Delibes, M.; Palacios, F.; Garzon, J.; Castroviejo, J. (1975): Notes sur l'alimentation et al biologie du Lynx pardelle, *Lynx pardina* (Temminck, 1824), en Espagne. Mammalia **39**, 387–393.
Dulkeit, G. D. (1953): Znachenie rysi i rosomakhi kak khishchnikov v pridrodnom kpmlekse Altaiskoi taiga. In: Sbornik Preobrazovanie fauny pozvonochnykh nashei strany. Ed. by A. A. Nasimovich. Moskva: Moip (not seen, cit. according to Stroganov 1969).
Eisfeld, D (1978): Das Reh als Beutepotential des Luchses. In: Der Luchs. Erhaltung und Wiedereinbürgerung in Europa. Ed. by U. Wotschikowsky. Mammendorf: Bernhard.
Elsey, C. A. (1954): A case of cannibalism in Canada lynx *(Lynx canadensis)*. J. Mammalogy **35**, 129.
Elton, C.; Nicholson, M. (1942): The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. J. Anim. Ecol. **11**, 215–244.
Erlinge, S. (1979): Adaptive significance of sexual dimorphism in weasels. Oikos **33**, 233–245.
Formozov, A. N. (1946): Snow Cover as an Integral Factor of the Environment and its Importance in the Ecology of Mammals and Birds. Edmonton: Boreal Institute, University of Alberta.
Griffiths, D. (1975): Prey availability and the food of predators. Ecology **56**, 1209–1214.
Haglund, B. (1966): Winter Habits of the Lynx (*Lynx lynx* L.) and Wolverine (*Gulo gulo* L.) as Revealed by Tracking in the Snow. Viltrevy **4**, 81–299.
Heggberget, T. M.; Myrberget, S. (1980): The Norwegian lynx *Lynx lynx* population in the 1970s. Fauna norv. Ser. **A 1**, 29–33.
Hell, P. (1978): Die Situation des Karpatenluchses (*Lynx lynx orientalis*, natio carpathicus Krat. et Stoll., 1963) in der Tschechoslowakei. In: Der Luchs. Erhaltung und Wiedereinbürgerung in Europa. Ed. by U. Wotschikowsky. Mammendorf: Bernhard.
Helle, T. (1980): Changes in the state of grazing areas and risk taking in Finnish reindeer management. Lapin Tutkimusseura Vuosikirja **21**, 13–22.
Jonsson, S. (1978): Die Erhaltung des Luchses in Schweden. In: Der Luchs. Erhaltung und Wiedereinbürgerung in Europa. Ed. by U. Wotschikowsky. Mammendorf: Bernhard.
— (1980): Det är rådjuren som reglerar lostammen och inte tvärtom. Jaktmarker och Fiskevatten **68**, 338–341.
Keith, L. B. (1963): Wildlife's ten-year cycle. Madison: University of Wisconsin Press.
Kurtén, B. (1968): Pleistocene Mammals of Europe. London and Beccles: Weidenfeld and Nicolson.
Lind, E. (1963): Observations on the mutual relationship between the snow hare *(Lepus timidus)* and the field hare *(L. europaeus)*. Suomen Riista **16**, 128–135.
Lindemann, W. (1956): Der Luchs und seine Bedeutung im Haushalt der Natur. Kosmos **52**, 187–193.
Lingonblad, B. (1952): Något om vargen, fjällräven, lon och skrikörnarna. Arkiv för svenska Österbotten **10**, 215–236.
Markgren, G. (1966): Om rådjuren *(Capreolus capreolus)* i Nordsverige och deras vinterekologi. Zoologisk Revy **28**, 97–107.
Mech, L. D. (1980), Age, sex, reproduction, and spatial organization of lynxes colonizing northeastern Minnesota. J. Mammology **61**, 261–267.
Moors, P. J. (1980): Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habits and breeding systems. Oikos **34**, 147–158.
Myrberget, S. (1970): Den norske bestand av jerv *Gulo gulo* (L.), og gaupe, *Lynx lynx* (L.). Medd. St. Viltunders. **2** (33), 1–35.
Nava, J. A., Jr. (1970): The reproductive biology of the Alaska lynx *(Lynx canadensis)*. M. S. Thesis. Fairbanks: University of Alaska (not seen, cit. according to Brand et al. 1976).
Nellis, C. H.; Keith, L. B. (1968): Hunting activities and success of lynxes in Alberta. J. Wildl. Manage. **32**, 718–722.
Nellis, C. H.; Wetmore, S. P.; Keith, L. B. (1972): Lynx-prey interactions in central Alberta. J. Wildl. Manage. **36**, 320–329.
Palmén, J. A. (1913): Bär, Wolf und Luchs in Finnland. Zool. Beobachter **54**, 1–6.
Parker, G. R. (1980): Winter habitat use and hunting activities of lynx on Cape Breton Island, Nova Scotia. In: Collected Abstracts of First Worldwide Furbearer Conference, August 3-11, 1980, Frostburg, Maryland, pp. 174–175.
Powell, R. A. (1979a): Mustelid Spacing Patterns: Variations on a Theme by *Mustela*. Z. Tierpsychol. **50**, 153–165.
— (1979b): Ecological energetics and foraging strategies of the fisher *(Martes pennanti)*. J. Anim. Ecol. **48**, 195–212.
Pruitt, W. O. Jr.; Lucier, C. V. (1957): Winter activity of red squirrels in interior Alaska. J. Mammalogy **39**, 443–444.
Pulliainen, E. (1973): Winter ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in northeastern Lapland. Ann. Zool. Fennici **10**, 487–494.
— (1974): Suomen suurpedot. Helsinki: Tammi.
— (1979): Lapin suurpedot. In: Suomen Luonto. Ed. by P. Havas. Helsinki: Kirjayhtymä.

— (1980a): Occurrence and spread of the roe deer (*Capreolus capreolus* L.) in eastern Fennoscandia since 1970. Memoranda Soc. Fauna Fora Fennica **56**, 28–32.
— (1980b): The status, structure and behaviour of populations of the wolf (*Canis l. lupus* L.) along Fenno-Soviet border. Ann. Zool. Fennici **17**, 107–112.
— (1980c): Food and feeding habits of the pine marten in Finnish Forest Lapland in winter. In: Proceedings of the First Worldwide Furbearer Conference, August 3–11, 1980, Frostburg, Maryland, USA. Ed. by J. A. Chapman and D. Pursley (in press).
Pulliainen, E.; Havas, P. (1980): Biomassat ja energiavirrat Pohjois-Suomen luonnossa ("Lapin mallit"). Pohjois-Suomen Tutkimuslaitoksen Julkaisuja (in press).
Pulliainen, E.; Hyypiä, V. (1975): Winter food and feeding habits of lynxes *(Lynx lynx)* in southeastern Finland. Suomen Riista **26**, 60–63.
Ralls, K. (1977): Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. Am. Nat. **111**, 917–938.
Saunders, J. K. Jr. (1963a): Food habits of the lynx in Newfoundland. J. Wildl. Manage. **27**, 384–390.
— (1963b): Movements and activities of the lynx in Newfoundland. J. Wildl. Manage **27**, 390–400.
Siivonen, L. (1948): Structure of short-cyclic fluctuations in numbers of mammals and birds in the northern parts of the northern hemiphere. Papers Game Res. **1**, 1–166.
— (1977): Mammals of Northern Europe. 5th edition. Helsinki: Otava.
Simms, D. A. (1979): North American weasels: resource utilization and distribution. Can. J. Zool. **57**, 504–520.
Sládek, J., Mošanský, A.; Weisz, T. (1963): Predbežná zpráva o výskume rysa – *Lynx lynx* (Linné) 1758 na Slovensku. Biológia, Bratislava **18**, 464–469.
Štollmann, A. (1963): Prispevok k poznaniu rysa ostrovida, *Lynx lynx* (L) v Československýh Karpátoch. Zool. Listy **12**, 301–316.
Stroganov, S. U. (1969): Carnivorous mammals of Siberia. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations.
Suminski, P. (1973): Ryś. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
van Zyll de Jong, C. G. (1966): Food habits of the lynx in Alberta and the Mackenzie District, N. W. T. Can. Field-Nat. **80**, 18–23.

Author's address: Prof. Dr. Erkki Pulliainen, Department of Zoology, University of Oulu, Kasarmintie, SF-90 100 Oulu 10, Finland

Die Rolle des Prolaktins bei der Trächtigkeit des Rehes *(Capreolus c. capreolus)*

Von B. von Fischer

Universitäts-Frauenklinik Bern
Direktor: Prof. M. Berger

Eingang des Ms. 5. 8. 1980

Abstract

The importance of prolactin in the gestation of the roe deer (Capreolus c. capreolus)

Studied was the question whether prolactin is important for the gestation of roe deer *(Capreolus c. capreolus)*. In a first part of the study we have analysed prolactin and gestagen concentrations in 103 females of roe deer (radio-immunoassay). In a second part bromocriptin (a prolactin antagonist) was administered to a group of three roes (one roebuck and two does).

The serum analysis showed a prolactin-like substance (PRL). This substance had a higher serum concentration in pregnant animals than in nonpregnant controls. Each of the two does having been subject to administration of 2.5 mg bromocriptin, daily from september 1 to december 31, 1978, aborted spontaneously. Results suggest that a prolactin-like substance is important to maintain pregnancy in roe deer.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4604-0259 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 259–264

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Einleitung

Seit den Arbeiten von BISCHOFF (1854) ist beim Reh *(Capreolus c. capreolus)* das Phänomen der Keimruhe bekannt. Man versteht darunter eine Zeitspanne während der Gestation, in welcher sich die Keimlinge in Entwicklungsruhe befinden (KEIBEL 1902). Beim Reh spielt sich die Keimruhe folgendermaßen ab: die Eizellen werden in der Tube befruchtet und gelangen in den Uterus, wo sich die Zygote zu einer Blastozyste mit der Größe von 0,1 mm Durchmesser entwickelt. Die Keimlinge (das Reh trägt in der Regel zwei Junge aus) liegen lose in den Uterushörnern und machen nur eine geringe Weiterentwicklung durch (AITKEN 1974; WANDELER 1974). Die Keimernährung erfolgt durch Diffusion. Eine Nidation wird in den ersten 4–5 Monaten der Tragzeit verhindert. Erst nach der Einnistung, meist gegen Ende Dezember, wächst der Keim rasch weiter. Nach einer Tragzeit von gesamthaft neun Monaten werden die Jungen im Mai/Juni gesetzt (RAESFELD 1977; SAEGESSER 1968). Die Keimruhe wird auch bei Marderartigen (Mustelidae), Bären (Ursidae) und anderen Säugetieren festgestellt (WRIGHT 1942; MUELLER 1970; DEANSLY 1943 sowie HEDIGER, mündl. Mitt.). HUEBNER (1938) stellte fest, daß die Keimruhe von klimatischen Faktoren abhängig ist. Nach der Ansicht von RAESFELD (1977) und WATZKA (1948) sollen neben klimatischen Einflüssen auch hormonelle Reglermechanismen eine Rolle spielen (RAESFELD 1977; WATZKA 1948; HEDLUND 1971). Während der Keimruhe sind beim amerikanischen Fichtenmarder die Corpora lutea untersucht worden. Das histologische Bild zeigte kleinzellige, sehr gefäßarme Strukturen, welche nach Ingangkommen der fetalen Entwicklung als gefäßreiche, großzellige Zellverbände imponierten (WATZKA 1941). Beim Reh hingegen sind Größe, Gewicht und Histologie der Corpora lutea in Vortrag- und Austragzeit identisch (WANDELER 1974; SHORT 1966). Bei gewissen Mäusearten kann während der Laktation eine Keimruhe beobachtet werden, welche verhindert, daß während der Aufzucht des Wurfes bereits weitere Nachkommen geboren und ernährt werden müssen (ENDERS 1977; WEITLAUF 1974).

In der Phylogenese gilt die Keimruhe vor allem als Anpassungsmechanismus an Änderungen von klimatischen Verhältnissen. Während der Stammesgeschichte des Rehes ist so durch Verlängerung der Trächtigkeit um die Dauer der Keimruhe eine ursprünglich vorhandene Winterbrunft (südliche klimatische Verhältnisse) in eine Sommerbrunft gewandelt worden (RAESFELD 1977). Seit den frühen Sechzigerjahren hat sich die vergleichende Endokrinologie des Prolaktins rasch entwickelt. Sie gibt einige Hinweise, welche mit der Keimruhe in einem Zusammenhang stehen könnten. Tatsächlich hat das Prolaktin ein weitgestreutes Wirkungsspektrum und wird deshalb als „multiple action hormone" oder Breitbandhormon bezeichnet (BLUEM 1977; NICOLL und BERN 1972). Für die Phylogenese wird vermutet, daß die Grundeigenschaften des Prolaktins überall dort genutzt werden, wo sie einen Selektionsvorteil für die Besiedlung eines neuen Lebensraumes bieten (BLUEM 1977). Sein Einfluß kann besonders in der Reproduktionsphase nachgewiesen werden. Deshalb wird Prolaktin in der Literatur vielfach als „Brutpflegehormon" bezeichnet. Es hält die Schwangerschaft mit allen physiologischen Konsequenzen und Synergismen aufrecht und gewährleistet die Ernährung der Nachkommenschaft (BLUEM 1977). Praktisch hat ESPINOSA gezeigt, daß die Corpus-luteum-Funktion beim Rhesusaffen direkt prolaktinabhängig ist (ESPINOSA et al. 1975). Außerdem sind beim Osmomineralhaushalt, beim somatischen Wachstum, bei der Brutpflegemotivation und beim Fett- und Kohlehydratstoffwechsel Prolaktineffekte gesichert (BLUEM 1977).

Zur Adaptation an neue, zum Beispiel klimatische Umweltbedingungen spielen in der Phylogenese also zwei möglicherweise synergistische Faktoren eine Rolle: einerseits das Prolaktin in seiner Funktion als „Brutpflegehormon" und anderseits vielleicht als direkte Folge davon, die Keimruhe. Wir haben uns gefragt, ob bei einem typischen Vertreter der Keimruhe, dem einheimischen Reh *(Capreolus c. capreolus)*, Prolaktin oder eine ähnliche

Substanz nachzuweisen ist und ob das Prolaktin bei der Reproduktion des Rehes überhaupt eine Rolle spiele.

Material und Methode

In sechs bernischen Amtsbezirken des schweizerischen Mittellandes (Bern, Laupen, Konolfingen, Seftigen, Burgdorf und Fraubrunnen) wurde in der Zeit vom 28. 8. bis zum 15. 11. 1978 den weiblichen Abschußtieren (Hegeabschüsse) Blut entnommen. Die Blutentnahme erfolgte durch speziell instruierte Wildhüter. Das abgenommene Herzblut wurde so rasch als möglich in einer eigens konzipierten Kühlhaltebox bei cirka 4 °C gelagert. Innerhalb von 4–6 Stunden wurden die Proben in einen Kühlschrank gebracht, dort täglich abgeholt und sofort zentrifugiert. Das Serum ist dann bei −28 °C tiefgefroren worden. Die Bestimmung von Prolaktin und Progesteron hat Herr PD M. Keller von der Hoffmann-La Roche Diagnostica in Schweizerhalle durchgeführt. Es wurde der für die humane Diagnostik konzipierte KIT verwendet. Zehn durch das Los bestimmte Serumproben sind zu Vergleichszwecken zusätzlich im Labor der Firma Sandoz AG ebenfalls mit RIA untersucht worden.

Den Fütterungsversuch führten wir im städtischen Tierpark Dählhölzli in Bern durch. Drei Rehen *(Capreolus c. capreolus)* haben wir im Zeitraum vom 1. 9.–31. 12. 1978 täglich je 2,5 mg Bromocriptin (Parlodel = 2 – Br – α – Ergocryptin) verabreicht. Bei den Versuchstieren handelte es sich um einen 1975 geborenen Bock und zwei 1977 geborene Ricken, welche erstmals trächtig waren. Bromocriptin wurde in speziell hergestellten Futterwürfeln verabreicht. Die Zubereitung erfolgte im Mischfutterwerk der VLG (Verein Landwirtschaftlicher Genossenschaften) in Herzogenbuchsee in einem separaten Arbeitsgang. Die Konzentration wurde so gewählt, daß auf einen Liter Futterwürfel 7,5 mg Bromocriptin fielen. Für die statistische Auswertung verwendeten wir den Student-t-Test.

Ergebnisse

Wir möchten vorausschicken, daß sämtliche Analysen mit großen Fehlern behaftet sind. Die Resultate müssen zurückhaltend gewichtet werden. Die Ergebnisse lassen höchstens Tendenzen erkennen.

Total wurden 103 Rehseren analysiert. Davon konnten 43 Proben aus entnahmetechnischen Gründen nicht verwendet werden. 5 Seren stammen von Unfalltieren, welche wahrscheinlich streßbedingt hohe Werte der prolaktinähnlichen Substanz (Prolactin-Like-Stubstance, PLS) aufwiesen. Für die Auswertung blieben somit Serumproben von nur 55 weiblichen Rehen. Davon waren 15 Kitze (Alter <12 Monate). Vergleichen wir die geschlechtsreifen Tiere mit den Kitzen, so fällt vor allem der Unterschied der Progesteronkonzentrationen auf. Auch der Gehalt an PLS (Prolactin-Like-Substance) ist verschieden. Die Standartabweichungen vom Mittelwert sind bei allen Resultaten beträchtlich (Tab. 1) Gehen wir nun davon aus, daß der Progesterongehalt im weitesten Sinne einen Zusammenhang mit der Trächtigkeit des Tieres hat, zeigt sich bei den geschlechtsreifen Tieren folgende Tendenz: Tiere, welche jünger als zwei- oder älter als sechsjährig sind, zeigen durchschnittlich tiefere Progesteronwerte als 3–5 Jahre alte Exemplare. Die Wahrscheinlichkeit, daß die Randgruppen trächtig sind, ist möglicherweise etwas geringer. Wenn wir nun das Gesamtkollektiv nach Progesteronwerten eingeteilt betrachten, so ergibt sich

Tabelle 1

Prolactin-Like-Substance (PLS) μg/l und Progesteron μg/100 ml bei 55 weiblichen Rehen

		Prolactin-Like-Substance		Progesteron	
Geschlechtsreife Tiere	n = 40	5,08	(SD 7,3)	0,16	SD 0,10
Kitze	n = 15	2,01	(SD 1,3)	0,04	SD 0,03

SD = Standard Deviation.

Tabelle 2

Prolactin-Like-Substance (PLS) und Serumprogesteron

Progesteron	n	Prolactin-Like-Substance	
≥ 0,10 µg/100 ml	26	6,24	(SD 8,7)
< 0,10 µg/100 ml	29	2,45	(SD 1,95)

SD = Standard Deviation.

bezüglich Prolactin-Like-Substance folgendes Bild (Tab. 2): Tiere mit hohen Serum-Progesteronspiegeln, also mit einer größeren Wahrscheinlichkeit trächtig zu sein, weisen einen deutlich höheren Spiegel an Prolactin-Like-Substance auf, als die Randgruppen-Tiere. Der statistische Vergleich beider Resultate ergibt im Student-t-Test ein Signifikanzniveau von $p \leq 0{,}025$.

Gut übereinstimmende Resultate ergab die Analyse von zehn, zufällig ausgewählten Proben im zweiten Labor (Firma Sandoz AG). Der zweite Versuchsteil bestand in der Verabreichung von Bromocriptin an zwei Rehgeissen im städtischen Tierpark Dählhölzli Bern. Aus technischen Gründen hat der dazugehörige Rehbock die Medikation auch erhalten. Die Tiere haben das präparierte Futter gut angenommen. Bei regelmässigen Beobachtungen zeigten sie keine Änderung in der Verhaltensweise. Die Futtergewohnheiten blieben unverändert. Am 8. 4. 1979, also gut 4 Monate nach Aufnahme der letzten Bromocriptindosis, ist Reh Nr. 1 überraschend eingegangen. Die Autopsie ergab als Todesursache eine lobäre Pneumonie mit folgenden Erregern: *Pasteurella multocida, Corynebacterium pyogenes* und *Pseudomonas aeruginosa.* Im Uterus lagen zwei fast mumifizierte Feten mit einem Gewicht von je 30 g. Das Bild entsprach einer sogenannten missed abortion. Bereits neun Tage später, am 18. 4. 1979 verwarf Rehgeiß Nr. 2 einen makroskopisch normalen, toten weiblichen Feten mit einem Gewicht von cirka 110 g.

Diskussion

In mehr als 40 % der Fälle konnte die prolaktinähnliche Substanz nicht nachgewiesen werden. Anfängliche technische Schwierigkeiten bei der Blutentnahme durch Wildhüter spielten eine Rolle. In einigen Fällen konnte das Blut nicht unmittelbar nach Eintritt des Todes abgenommen werden (einbrechende Dunkelheit, unwegsames Gelände, schlechte Witterung). Dadurch war es leicht möglich, daß das gesuchte Hormon bereits in Zersetzung begriffen war. Bei praktisch allen Tieren handelte es sich um gezielte Hegeabschüße. Der Tod trat also ohne vorhergehende Jagd überraschend und sehr schnell ein. Der Streßfaktor, welcher die Prolaktinkonzentration hätte beeinflussen können, kann somit vernachlässigt werden. In der Tat hatten Unfalltiere, welche nach der Kollision mit einem Fahrzeug erst später getötet werden konnten, einen deutlich erhöhten Spiegel von PLS. Selbstverständlich wurden solche Tiere nicht in die Auswertung einbezogen.

Die Zeit der Blutentnahme fällt in die Zeit der Keimruhe.

Der Radio-Immunoassay (RIA) von Hoffmann-La Roche ist für menschliches Prolaktin konzipiert worden. Die beim Reh vermutete prolaktinähnliche Substanz ist chemisch nicht bekannt. Streng genommen wissen wir also nicht, was wir im RIA für das Reh messen! Interessant ist aber erstens, daß zwei verschiedene Laboratorien durchweg vergleichbare Analyseresultate erzielten und zweitens, daß wahrscheinlich gedeckte Rehgeißen höhere PLS-Werte aufweisen, als das Restkollektiv. Die Fallzahl beim Bromocriptinversuch mit der Rehgruppe ist natürlich viel zu klein und erlaubt keine statistische

Aussagen. Dieser Teil des Berichtes ist deshalb als vorläufige Mitteilung einer Pilotstudie zu werten. Immerhin ist es doch erstaunlich, daß gerade beide Rehgeißen verwarfen. Ein solches Ereignis soll in der freien Wildbahn und unter Zoobedingungen eher selten sein. Interessant wäre gewesen, die PLS-Werte vor und während der Bromocriptinbehandlung zu messen. Da die Verletzungsgefahr bei der üblichen Narkose mit Blasrohr groß ist, mußten wir leider auf diesen Teil des Experimentes verzichten. Ganz allgemein muß gesagt werden, daß die zooartige Haltung von Rehen nicht unproblematisch ist. Es wäre unter diesen Umständen nicht verantwortbar gewesen, einen größeren Bestand den Versuchsrisiken auszusetzen. Wie bereits erwähnt, haften den Versuchsresultaten große methodische und meßtechnische Fehler an. Ohne eine beträchtliche Steigerung des Aufwandes (zum Beispiel „Field Laboratory" nach AITKEN (1974)) lassen sich die technisch bedingten Unzulänglichkeiten nicht aus dem Wege räumen. In unserer Pilotstudie stellen wir vorderhand aber einfach die Tendenz fest, daß trächtige Rehgeißen einen erhöhten PLS-Spiegel haben. Ferner geht aus der Studie hervor, daß die sogenannte prolaktinähnliche Substanz bei der Reproduktion des Rehes eine Rolle spielen dürfte. Die Resultate scheinen uns interessant genug, die Arbeit in einem größeren Rahmen fortzusetzen.

Danksagungen

Der praktische Teil der Arbeit wurde teilweise im städtischen Tierpark Dählhölzli durchgeführt (Direktor: Dr. H. SÄGESSER).

Speziellen Dank für die Zusammenarbeit möchten wir Herrn Dr. H. SÄGESSER, Herrn PD M. KELLER, Hoffmann-La Roche, Herrn Dr. E. DEL POZO, Sandoz AG, Herrn Dr. H. BRÜLLHARDT, Jagdinspektor des Kantons Bern, Herrn Ch. AMBÜHL, Wildhüter in Boll, Herrn K. ISELI, Wildhüter in Grafenried, Herrn E. REMUND, Wildhüter in Rizenbach, Herrn F. THUNER, Wildhüter in Großhöchstetten und Herrn R. GERBER vom Mischfutterwerk des Vereins Landwirtschaftlicher Genossenschaften in Herzogenbuchsee aussprechen.

Zusammenfassung

Die Rolle des Prolaktins bei der Trächtigkeit des Rehes (Capreolus c. capreolus)

Neben andern Säugern ist beim Reh *(Capreolus c. capreolus)* die „Keimruhe" (verlängerte Tragzeit) bekannt. Die Gestation wird durch diese Ruhezeit um ca. 5 Monate verlängert. Hormonale Reglersysteme werden für die Induktion der Keimruhe verantwortlich gemacht. Wir sind der Frage nachgegangen, ob das als Brutpflegehormon bekannte Prolaktin bei der Gestation eine Rolle spielt. In einem ersten Versuchsteil haben wir die Seren von 103 weiblichen Rehen auf Progesteron und Prolaktin untersucht. In einem zweiten Teil wurde einer Gruppe von drei Rehen im Tierpark Dählhölzli, Bern, der Prolaktinantagonist Bromocriptin verabreicht.

In den Serumproben ließ sich eine zumindest prolaktinähnliche Substanz nachweisen. Bei trächtigen Tieren lagen diese Serumkonzentrationen höher als bei Kitzen oder nicht beschlagenen Tieren. Als Indikator für die Trächtigkeit haben wir den Progesteronspiegel im Serum verwendet. Die beiden Rehgeißen, welche vom 1. September bis 31. Dezember 1978 täglich 2,5 mg Bromocriptin erhielten, abortierten vorzeitig. Gemäß unseren Beobachtungen spielt eine prolaktinähnliche Substanz zur Erhaltung der Trächtigkeit beim Reh eine wichtige Rolle.

Literatur

AITKEN, R. J. (1974): Delayed implanation in Roe Deer. J. Reprod. Fert. **39**, 225–233.

BISCHOFF, T. (1854): Entwicklungsgeschichte des Rehes. Gießen: J. Ricker'sche Buchhdlg.

BLUEM, V. (1977): Prolaktin: Phylogenetische Aspekte. Gynäkologe **10**, 51–61.

DEANESLY, R. (1943) Delayed implantation in the stoat *(Mustela mustela)*. Nature (London) **151**, 365–366.

ENDERS, A. C.; GIVEN, R. L. (1977): The endometrium of delayed and early implantation. In: Biology of the Uterus. Ed. by R. M. WYNN♀ New York, London: Plenum Press. 204–238.

ESPINOSA-CAMPOS, J.; BUTLER, W. R.; KNOBIL, E. (1975): Inhibition of corpus-luteum function in the rhesus monkey by 2-bromo-ergocriptin (CB 154). Abstract. New York: The Endocrine Society Meeting.

HEDLUND, K.; NILSSON, O. (1971): Hormonal requirements for the uterine attachement reaction and blastocyst implantations in the mouse, hamster and guinea-pig. J. Reprod. Fert. **26**, 267–269.

HUEBNER, F. (1938): Das Rehwild, Biologie, Waidwerk der Welt. Berlin: Paul Parey.
KEIBEL, F. (1938): Die Entwicklung des Rehes bis zur Anlage des Mesoblast. Arch. Anat. Physiol. 292–311.
MUELLER, H. (1970): Beiträge zur Biologie des Hermelins *(Mustela erminea)*. Säugetierkundl. Mitt. **18**, 293–298.
NICOLL, C. S.; BERN, H. A. (1972): On the action of prolactin among the vertebrates. Is there a common denominator? In: Lactogenic Hormones. Ed. by G. E. W. WOLSTENHOLM and J. KNIGHT Livingstone Churchill.
RAESFELD von, F.; NEUHAUS, A. H.; SCHAICH, K. (1977): Das Rehwild. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
SAEGESSER, H. (1968): Analyse der Setzzeiten (1965–1967) im schweizerischen Mittelland. Beitr. zur Jagd- und Wildforsch. **6**, 35–46.
SHORT, R.; HAY, M. F. (1966): Delayed implantation in the roe deer (*Capreolus capreolus*). Comb. Biol. Reprod. Mammals, London. Symp. Zool. **15**, 173–194.
WANDELER, A. (1974): Die Fortpflanzungsleistung des Rehs (*Capreolus c. capreolus* L.) im Berner Mittelland. Jahrbuch Naturhistorisches Museum Bern **5**, 245–296.
WATZKA, M. (1948): Über die Beziehung zwischen Corpus-luteum und verlängerter Tragzeit. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **114**, 366–374.
WEITLAUF, H. M. (1974): Metabolic changes in the blastocysts of mice and rats during delayed implantation. J. Reprod. Fert. **39**, 213–244.
WRIGHT, P. L. (1942): Delayed implantation in the long tailed weasel (*Mustela frenata*) and the marten (*Martes americana*). Anat. Rec. Philadelphia. **83**, 341–353.

Anschrift des Verfassers: Dr. B. VON FISCHER, Universitäts-Frauenklinik Bern, Schanzeneckstraße 1, CH-3012 Bern, Schweiz

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

Two colour mutants of the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) in Central Finland

By A. MÄKELÄ and P. VIRO

Department of Zoology, University of Oulu

Receipt of Ms. 1. 4. 1980

Two colour mutants of the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), greyish and black, are presented in this report. As far as is known they are the first colour mutations in this species to be described from Finland.

A greyish adult bank vole was caught at Kempele (64°55′N, 25°30′E), Central Finland, in a snap trap on 20th May, 1969. The biotope is *Hylocomium-Myrtillus*-type spruce forest (*Picea abies*). A total of 754 bank voles were caught at Kempele in 1966–1977. The measurements of this greyish specimen are: weight 21. 7 g, body length 98 mm, tail 47.5 mm and hind foot 16.2 mm. Since this female was pregnant (5 embryos), it is presumed to have overwintered.

The colour of the fur is less orange and more greyish dorsally than in the wild type, but similar ventrally (with black base and white tip to the hairs). The greyish tinge on the back is caused by the absence of orange guard hairs (all of them being black) and the smaller amount of yellow pigment (phaeomelanin) in the intermediate and under hairs.

It was not possible to count the density of the fur as the specimen was prepared for taxidermy at the Zoological Museum, University of Oulu. The length of the guard hairs in

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4604-0264 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 264–266

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

the middle of the back was 11. 2. ± 0.39 mm and that of the downy hairs 7.9 ± 0.35 mm. These lengths are typical of the summer fur (VIRO 1979).

A totally black bank vole was found in the food store of a pygmy owl *Glaucidium passerinum* in a nesting box at Alavus (62°30'N, 23°30'E), Central Finland, in a *Myrtillus*-type spruce forest. It had been captured by the owl between 11th October and 8th November, 1979. It was a male with the measurements: weight 16 g, body length 95 mm, tail 43.4 mm, hind foot 16.5 mm and testis 2.8 x 1.6 mm. The age, determined on the basis of the roots of the first molar in the mandible (M_1) was $\leqq$ 3 months (VIRO 1974).

The fur was totally black in colour, with a slight metallic tinge. Its density in the middle of the back was 138 hairs/mm^2, the length of the guard hairs 10.6 ± 0.24 mm and that of the downy hairs 8.0 + 0.15 mm. This individual still had its summer fur (see VIRO 1979). The skin is preserved in the collections of the Zoological Museum, University of Oulu.

In addition to the normal modifications of fur colour, the following mutants have been described:

- black and tan (schwarzloh) in GDR (ZIMMERMANN 1937, 1956; v. KNORRE 1961; STUBBE and DÖHLE 1978)
- white in Sweden (HANSTRÖM 1945) and FRG (SCHWAMMBERGER 1973)
- black in Czechoslovakia (HANÁK 1957; AMBROS et al. 1980), Poland (BOBEK and BARTEK 1967; DROŻDŻ 1971) and FRG (BÄUMLER 1978)
- ivory in GDR (REICHSTEIN and KULICKE 1958)
- pale agouti in Poland, as a result of crossings (DROŻDŻ 1971)
- chinchilla in GDR (PIECHOCKI 1972) and Norway (FAGERHAUG and BEVANGER 1975)
- whitish in Norway (BREKKE and SELBOE 1974)

The greyish mutant from Kempele seems to be identical with the pale agouti individuals, which have been shown in crossing tests to be homozygous for chinchilla alleles, $c^{ch}c^{ch}$ (DROŻDŻ 1971). FAGERHAUG and BEVANGER (1975), however, suggest that the three chinchilla mutants from Norway have the genotype $c^{ch}c^{ch}$, even though the fur colour differs slightly from that of the Polish greyish bank voles (DROŻDŻ 1971) and the specimen described here. PIECHOCKI (1972) describes a grey type of the chinchilla mutation from Altenburg, GDR, and considers it probable that it is caused by the allele c^i (intense chinchilla). It differs from the Norwegian chinchilla mutants (FAGERHAUG and BEVANGER 1975) and the pale agouti individuals from Poland (DROŻDŻ 1971) and in this study in showing a total absence of phaeomelanin.

Some black bank voles have been found earlier in Central Europe (see the list above). According to DROŻDŻ (1971) totally melanistic individuals have the genotype a^ea^e, i. e. extreme nonagouti. On the other hand, mutation E^D in locus E causes a greatly increased production of black pigment in a number of mammals, the homozygous mutation (E^DE^D) being referred to as dominant black (CASTLE 1953).According to LITTLE (1958), the E^D allele has been described in the genus *Evotomys* (*Clethrionomys*). It is nevertheless impossible to determine the genotype of the black specimen from Alavus.

References

AMBROS, M.; DUDICH, A.; KLEINERT, J.; ŠTOLLMANN, A. (1980): Výskyt úplného melanizmu u drobných zemných cicavcov na Slovensku. (Summary: Occurrence of total melanism of small terrestrial mammals in Slovakia). Biológia **35**, 127–130.

BOBEK, B.; BARTEK, A. (1967): A bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) of extreme non-agouti phenotype. Acta theriol. **12**, 175–177.

BREKKE, O.; SELBOE, R. (1974): A colour mutant of the bank vole *Clethrionomys glareolus* (SCHREBER, 1780) from Vassfaret, south Norway. Norw. J. Zool. **22**, 125–128.

BÄUMLER, W. (1978): Melanistische Rötelmäuse (*Clethrionomys glareolus*) in einer Forstkultur. Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz **51**, 33–34.

CASTLE, W. E. (1953): Coat color inheritance in horses and in other mammals. Genetics **39**, 35–44.

DROŻDŻ, A. (1971): Inheritance and frequency of new color mutations in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. J. Mammalogy **52**, 625–628.

FAGERHAUG, A.; BEVANGER, K. (1975): Three bank voles, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), with a coat colour of chinchilla type found in Sjodalen, Jotunheimen, Norway. Norw. J. Zool. **23**, 173–176.
HANÁK, V. (1957): Barevné anomalie u drobných ssavcu. (Zusammenfassung: Farbanomalien in Kleinsäugern.) Cas. Narod. Mus. **126**, 144–147.
HANSTRÖM, B. (1945): Albinistiska exemplar av skogssork, *Evotomys glareolus*, och mullvad, *Talpa europaea*. Fauna och Flora **40**, 186–187.
KNORRE, D. v. (1961): Zur Kleinsäuger-Fauna des Spreewaldes und seines südlichen Vorgeländes. Z. Säugetierkunde **26**, 183–187.
LITTLE, C. C. (1958): Coat color genes in rodents and carnivores. Quart. Rev. Biol. **33**, 103–137.
PIECHOCKI, R. (1972): Chinchilla, eine neue Farbmutante der Rötelmaus, *Clethrionomys glareolus* Schreb. Abh. u. Ber. Naturkundl. Mus. „Mauritianum" Altenburg **7**, 65–69.
REICHSTEIN, H.; KULICKE, H. (1958): Elfenbein, eine neue Farbmutante bei der Rötelmaus, *Clethrionomys glareolus* Schreb. Z. Säugetierkunde **23**, 115.
SCHWAMMBERGER, K. (1973): Die Sache mit der weißen Rötelmaus. Kosmos **73**, 502–505.
STUBBE, M.; DÖHLE, H.-J. (1978): Farbmutanten der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). Säugetierk. Inform. H. 2, 51–59.
VIRO, P. (1974): Age determination of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. 1780, from the roots of the teeth. Aquilo Ser. Zool. **15**, 33–36.
— (1979): Moulting and the structure of the fur in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), in the vicinity of Oulu, Finland. Aquilo Ser. Zool. **19**, 00–00.
ZIMMERMANN, K. (1937): Die märkische Rötelmaus. Analyse einer Population. Märkische Tierwelt **3**, 24–40.
— (1956): Der Umbrous-Faktor bei der Waldmaus. Zool. Jb. (Systematik) **84**, 463–466.

Authors' address: ANTERO MÄKELÄ and PIRKKO VIRO, Department of Zoology, University of Oulu, Kasarmintie 8, SF-90100 Oulu 10, Finland

Some notes on population density of *Micromys minutus* in a secondary biotope

By U. JÜDES

Receipt of Ms. 16. 12. 1980

In Western and Central Europe long grass, reed and swamp associations are the primary habitats of the harvest mouse *Micromys minutus*. Corn and beet fields can be invaded as secondary habitats (PIECHOCKI 1958; BÖHME 1969). Corn ricks are preferred for overwintering (SOUTHWICK 1956; ROWE 1958), where the rodents sometimes occur in large numbers. In Eastern Asia SLEPTSOW (1947, after PIECHOCKI 1958) found the highest numbers of nests per ha in rice, oat and wheat fields. Other than harvest mouse numbers in single corn ricks, the author could find no published data on population density in either primary or secondary biotopes.

BÖHME (1964) – in a faunistic survey – mentions the high harvest mouse numbers in drying frames for beet tops, but does not give quantitative data. KOSKELA and VIRO (1976) report the difficulties of trapping the species in a region of Finland (0,2 % of nearly 6000 small mammals), where *Micromys minutus* represented 1/3 of rodents caught by another method. The author's results (unpublished) confirm this, as harvest mice could not be totally removed in an area by 14 days trapping. Only 9 % of individuals present were caught. So methods of density estimation by trapping give unreliable results for *M. minutus*.

In 1978 during a survey of small mammals on farmland, density of *M. minutus* was estimated by counting individuals during harvesting of beetseed. Beets had been grown in

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4604-0266 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 266–268

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Table

Population density of *M. minutus* in beet fields with a different environment

Field no.	Area (ha)	Number of drying frames per ha	Number of *M. minutus*	*M. minutus* per ha	Description of surrounding area
I	3,08	71	19	6,2	Harvested and ploughed wheat fields; house gardens; dry grasland *(Poa pratensis)*
II	4,75	75	40	8,4	Dry grasland *(Bromus arvensis)*; strawberry fields
III	6,06	69	62	10,2	Beetfields; pasture grounds with groups of oak-trees and *Corylus-Rubus*-hedges
IV	1,34	111	34	25,4	Harvested oat field; wet grasland, moorland, swamp with *Carex,* ditch with *Phragmites* and *Carex*; mixed forest
Mean		77		10,2	
Total	15,2		155		

four areas (total area 15,2 ha) near the village of Schmilau (Krs. Hzgt. Lauenburg, N-Germany). The technique of harvesting the seeds allows an easy way of scoring the number of harvest mice present in a field. The beet tops are cut and put on drying frames for 3–4 weeks. Drying frames are placed in parallel lines at regular intervals (mean of 77 drying frames per ha). During threshing of beetseed harvest mice inhabiting the fields can easily be counted.

The numbers of harvest mice per ha in each of the four fields are shown in the table. The wetness of the microclimate increased from field I to IV. The surroundings changed from dry grassland to wet grassland and moor. The abundance of *M. minutus* varied from field to field (6,2 to 25,4 individuals/ha). Population density was lowest in field I, a biotope close to the village of Schmilau with dry soils and without any open water within a radius of more than 250 m. Abundance of harvest mice was highest in field IV which is close to a small pond, a ditch and moorland (Königsmoor).

According to Böhme (1978) *M. minutus* is a species with small ecological tolerance. Progressing to the SE of its European range it disappears from the less humid farmlands and is only found in moist primary biotopes. In contrast data for Great Britain show a high preference fro dry situations (Harris 1979).

The results of this study confirm Böhme's suggestion and provide the first data about the variance of density in a secondary biotope in relation to surrounding biotopes. It would be interesting to follow population changes for several years, as *M. minutus* is supposed to show great differences in abundance in different years. Migrations between primary and secondary habitats as found by Koskela and Viro (1976) ought to play a role in population dynamics and might easily be examined in the situation described above.

Acknowledgements

I am most grateful to Dr. Maureen Wood (Carshalton) for her critical reading of the manuscript and her valuable suggestions for its improvement.

References

Böhme, W. (1964): Daten zur Nagetierfauna von Kiel und Umgebung. Faun. Mitt. Norddeutschl. **2**, 145–148.

Böhme, W. (1969): Beitrag zur Kenntnis der Zwergmaus, *Micromys minutus* (Pallas, 1778) (Rodentia, Muridae). Faun. Mitt. Norddeutschl. **3**, 247–254.
— (1978): *Micromys minutus* (Pallas, 1778) – Zwergmaus. Handb. d. Säugetiere Europas. Vol. **1**, 290–304. Wiesbaden: Akad. Verlagsges.
Harris, S. (1979): History, distribution, status and habitat requirements of the harvest mouse *(Micromys minutus)* in Britain. Mammal Rev. **9**, 159–171.
Koskela, P.; Viro, P. (1976): The abundance, autumn migration, population structure and body dimensions of the harvest mouse in northern Finland. Acta theriol **21**, 375–387.
Piechocki, R. (1958): Die Zwergmaus. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen.
Rowe, F. P. (1958): Some observations on harvest mice from the corn ricks of a Hampshire farm. Proc. Zool. Soc. Lond. **131**, 320–323.
Southwick, C. H. (1956): The abundance and distribution of harvest mice *(Micromys minutus)* in corn ricks near Oxford. Proc. Zool. Soc. Lond. **126**, 449–452.

Author's address: Dr. Ulrich Jüdes, Dorfstraße 15a, D-2419 Kulpin

On the distribution of *Globicephala melaena* (Traill, 1804) (Cetacea, Delphinidae) in the south-west Atlantic

By A. Casinos

Department of Zoology (Vertebrates) University of Barcelona

Receipt of Ms. 23. 1. 1981

The genus *Globicephala* is considered as cosmopolitan (see, for exemple, Tomilin 1967). Nevertheless, exact data on the distribution of the two species of the genus (*Globicephala melaena* and *Globicephala macrorhynchus*) are very scarce. The main cause is that the systematics of the genus has only been established recently (van Bree 1971).

According to the literature, information from the south-west Atlantic coasts is rather scarce. Cabrera (1940, 1961) accepts that *Globicephala melas* (sic) occurs from Mar del Plata as far as a latitude of about 70 °S (for all the localities see fig. 1). Piñero and Castello (1975) comment that most of the Argentinian records are not based on determined specimens, because the preserved osteological material is very poor. After Goodall (1978) the situation would be different for Tierra de Fuego where she has been able to collect many long-finned pilot whale skeletons.

Thanks to the kind permission of the respective curators, I had the opportunity of studying the Cetacean collections of four museums of the zone, these of Rio de Janeiro, São Paulo, Buenos Aires and La Plata. Osteological material of *Globicephala melaena* is kept in two of these museums. In the Museo Argentino de Ciencias Naturales „Bernardino Rivadavia“ there are two skulls, both of them from the coasts of Buenos Aires (localities, Buenos Aires and Miramar). In the „Museu de Zoologia“ of São Paulo there is a skull. In the table measurements of the three skulls are shown.

The São Paulo specimen is the most interesting one. It was collected in Cananéia, São Paulo state, in 1920 by Lüderwaldt, according to the attached data. The animal had been identified as *Globicephala macrorhyncha* (sic). However, if one takes into account the characters that van Bree (1971) gives for determining the two species of the genus, this skull belongs to a long-finned pilot whale. First of all there were 10 alveoli on each side of the lower jaw. They were not visible in the upper jaw. Normally, the presence of more than nine teeth in each tooth row is a typical character of *Globicephala melaena*, always

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4604-0268 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 268–271

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

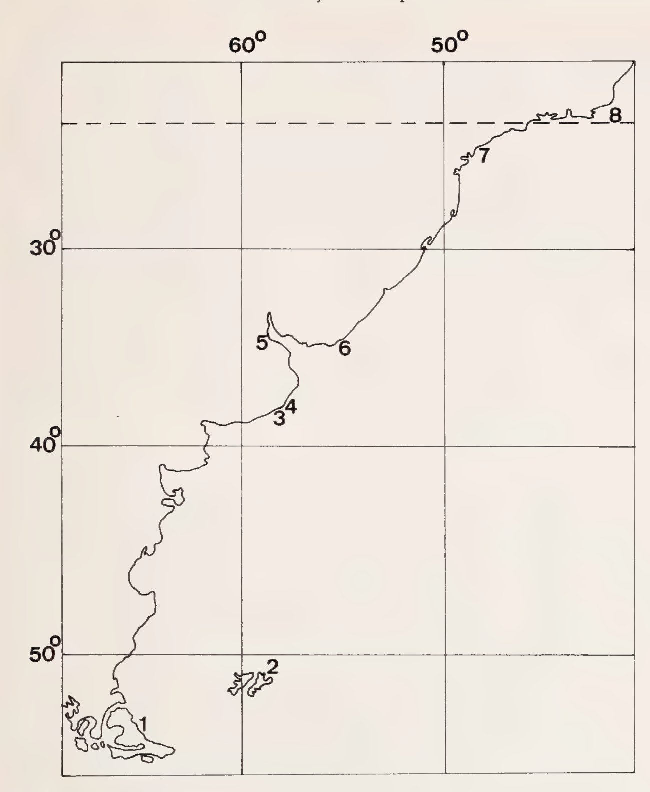


Fig. 1. South American localities mentioned in the text. 1 = Tierra de Fuego; 2 = Malvinas islands; 3 = Miramar; 4 = Mar del Plata; 5 = Buenos Aires; 6 = Santa María cape; 7 = Cananéia; 8 = Tropic of Capricorn

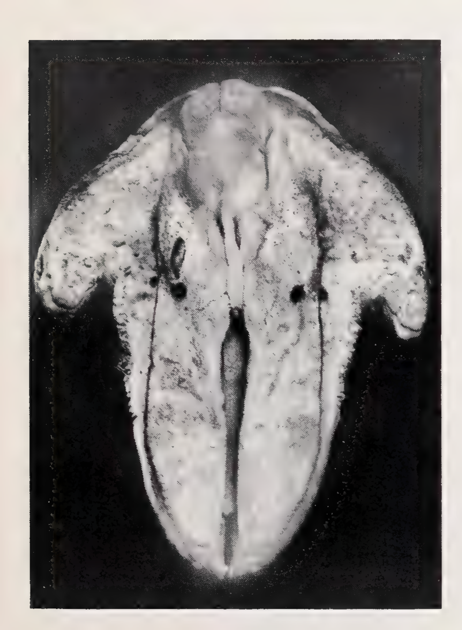


Fig. 2. Dorsal view of the skull of the Cananéia specimen

according to VAN BREE. Nevertheless, this character alone does not seem sufficient for determination. I have seen a specimen of short-finned pilot whale with ten teeth (CASINOS and BOU 1980). The other specific character however was very clear: the rostrum was rather long, with the lateral borders of the maxillae not covered by the premaxillae (fig. 2).

After PIÑERO and CASTELLO (1975) the most northerly record of long-finned pilot whale in the south-west Atlantic would be Santa María cape (Rocha district, Uruguay). So, as very often happens with cetacean distribution, we wonder if the Cananéia specimen is an isolated one or it exemplifies the normal distribution of the species in this zone. The record would move the known limit about 9° to the north, very close to the theoretical limit if we accept the antitropical distribution of *Globicephala melaena* in the Atlantic postulated by DAVIES (1963). There is only a little more than a degree between Cananéia and the Tropic of Capricorn.

Let us examine the distribution of the long-

finned pilot whale off the African coasts. A recent paper (VAN BREE et al. 1978) has shown the presence of both species of pilot whale in South Africa, although it seems that *Globicephala melaena* is predominant. The real northern limit of this species in the zone does not appear cleary. For the north-west African coast, we have DUGUY's data (1976). He observed long-finned pilot whales at 21° 24' N/17° 42' W, that means about 2° below the Tropic of Cancer. Perhaps we can establish a comparison with the situation in the south-west Atlantic. In both zones cold currents exist that reach as far as subtropical/tropical waters. In Africa there is the Canaries current; in South America the Malvinas current. MITCHELL (1975) has already shown the presence of *Globicephala melaena* in the cold

Table

Measurements of the three skulls

Measurements	M.A.C.N.B.R. Buenos Aires	M.A.C.N.B.R. Miramar 25–136	M.Z.S.P. Cananéia 4192	%		
1 Total skull length*	557 mm	683 mm	653 mm	100	100	100
2 Rostrum length	311 mm	385 mm	318 mm	55.8	56.3	48.7
3 Rostrum basal width	240 mm	280 mm	284 mm	43.0	40.9	43.5
4 Rostrum width 60 mm anterior to base	225 mm	261 mm	265 mm	40.3	38.2	40.6
5 Rostrum width at middle	179 mm	239 mm	214 mm	32.1	34.0	32.7
6 Rostrum width at ¾ of the length	137 mm	159 mm	175 mm	24.5	23.2	26.8
7 Maximum premaxillae width	157 mm	184 mm	188 mm	28.1	26.9	28.8
8 Preorbital width	400 mm	463 mm	450 mm	71.8	67.8	69.0
9 Postorbital width	429 mm	512 mm	495 mm	77.0	75.0	75.8
10 Zygomatic width	413 mm	–	498 mm	74.1	–	76.2
11 Width of braincase across squamosals	281 mm	318 mm	315 mm	50.4	46.5	48.2
12 Length temporal fossa	108 mm	144 mm	150 mm	19.3	21.0	23.0
13 Heigth temporal fossa	93 mm	100 mm	127 mm	16.7	14.6	19.4
14 Tip rostrum to the nares	408 mm	478 mm	460 mm	73.2	70.0	70.4
15 Tip rostrum to the pterygoid bone	336 mm	417 mm	382 mm	60.3	61.0	58.5
16 Length of upper toothrow (right)	–	183 mm	–	–	26.8	–
17 Length of upper toothrow (left)	–	171 mm	–	–	25.0	–
18 Number of alveoli of the upper jaw (right)	–	11	–	–	–	–
19 Number of alveoli of the upper jaw (left)	–	9	–	–	–	–
20 Lower jaw length (left side)	476 mm	558 mm	524 mm	85.4	81.6	80.2
21 Coronoid height	126 mm	159 mm	162 mm	22.6	23.2	24.8
22 Length of the lower jaw symphysis	58 mm	66 mm	69 mm	10.4	9.6	10.5
23 Length of the lower toothrow (right)	158 mm	160 mm	154 mm	28.3	23.4	23.5
24 Length of the lower toothrow (left)	150 mm	160 mm	158 mm	26.9	23.4	24.2
25 Number of alveoli of the lower jaw (right)	11	10	10	–	–	–
26 Number of alveoli of the lower jaw (left)	10	10	10	–	–	–

* From the tip of the rostrum to the basioccipital
Abbrev.: M.A.C.N.B.R., Museo Argentino de Ciencias Naturales „Bernardino Rivadavia"; M.Z.S.P., Museu de Zoologia de São Paulo.

currents of the Southern Hemisphere. Therefore, it could be useful to say some words on the Malvinas current in order to analyse the possible distribution of the long-finned pilot whale in the area.

Boltovskoy (1959) gives a synthetic survey of the Malvinas current. It seems that this current is formed by a mass of cold water off the coasts, limited easterly by the Brazil current. The most interesting characteristic for our problem is the northern limit. Boltovskoy used foraminifera as biological indicators. He found foraminifera typical of the Malvinas current as far north as 22° 11' S. Nevertheless, it seems that the cold water reaches up to this latitude flowing only on the bottom, since in some place more to the south, off the Brazilian coasts, the waters of the Malvinas current sink and do not rise to the surface. Of course, this current, like any other oceanic one, is not constant in its characteristics and limits. We can assume that changes at the northern limit can influence the distribution of species, like *Globicephala melaena*, which cannot normally be expected to reach such low latitudes.

Acknowledgements

Thanks are given to Prof. Alberto Arrizaga (Universidad Católica de Chile, Talcahuano) for providing bibliography on the Malvinas current; to Dr. J. Gosàlbez and Prof. J. Nadal (Universitat de Barcelona) for their collaboration in the review of the South American collections; and to Dr. P. J. H. van Bree (Universiteit van Amsterdam) and Dr. D. E. Sergeant (Arctic Biological Station, Ste. Anne de Bellevue, Québec) for their valuable remarks. Moreover, the latter improved the English text. The photograph was generously supplied by Dr. Norma Gomes (Museu de Zoologia, Sáo Paulo).

The trip to South America was made possible with funds of the „Programa de Cooperación Internacional con Iberoamérica" of the former „Ministerio de Educación y Ciencia" of Spain.

References

Boltovskoy, E. (1959): La corriente de Malvinas (un estudio en base a la investigación de Foraminiferos). Serv. Hidrogr. Naval, H. 1015, 1–96.

Bree, P. J. H. van (1971): On *Globicephala sieboldii* Gray, 1846, and other species of Pilot Whales (Notes on Cetacea, Delphinoidea III). Beaufortia **19**, 79–87.

Bree, P. J. H. van; Best, P. B.; Ros, G. J. B. (1973): Ocurrence of two species of Pilot Whales (genus *Globicephala*) on the coast of South Africa. Mammalia **42**, 323–328.

Cabrera, A. (1961): Mamiferos de América del Sur. II. Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. Bs. As. **4**, 309–732.

Cabrera, A.; Yepes, J. (1940): Mamiferos sud-americanos (vida, costumbres y descripción). Buenos Aires: Compañia Argentina de Editores.

Casinos, A.; Bou, J. (1980): On a massive stranding of short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus* Gray, 1846, on Margarita Island (Venezuela). Sci. Rep. Whales Res. Inst. **32**, 191–194.

Davies, J. L. (1963): The antitropical factor in cetacean speciation. Evolution **17**, 107–116.

Duguy, R. (1976): Contribution à l'étude des Mammifères marins de la côte nordouest d'Afrique. Rev. Trav. Inst. Pêches marit. **39**, 321–332.

Godall, R. N. P. (1978): Report on the small cetaceans stranded on the coasts of Tierra de Fuego. Sci. Rep. Whales Res. Inst. **30**, 197–230.

Mitchell, E. (Ed.) (1975): Report on the Meeting of Smaller Cetaceans. J. Fis. Res. Board. Can. **32**, 889–983.

Piñero, M. E.; Castello, H. P. (1975): Sobre „ballenas piloto" *Globicephala melaena edwardii* (Cetacea, Delphinidae) varadas en la isla Trinidad (Provincia de Buenos Aires). Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. Bs. As. **12**, 13–24.

Tomilin, A. G. (1967): Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries. IX. Cetacea. Jerusalem: Israel Progr. f. Scient. Traslat.

Author's address: Dr. A. Casinos, Department of Zoology (Vertebrates), Faculty of Biology, University of Barcelona, Barcelona – 7, Spain

BUCHBESPRECHUNGEN

EISENMANN, Vera: **Les chevaux *(Equus* sensu lato) fossiles et actuels: Crânes et dents jugales supérieures.** Cahiers de Paléont., 1–186 S., 67 Textabb., 71 Tab., 22 Taf. Paris (CNRS), 1980.

Die Studien der Verfasserin beruhen auf biometrischen Untersuchungen (multivariate bzw. Diskriminanz-Analysen) von insgesamt 350 Schädeln vornehmlich rezenter Einhufer, die in den letzten fünf Jahren durchgeführt wurden. Einzelergebnisse wurden bereits in verschiedenen Publikationen veröffentlicht. Ziel der Untersuchungen war, eine auch für den Paläontologen verwendbare Grundlage für die Klassifikation der modernen Einhufer zu schaffen und zugleich die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge zu klären. Fossile Formen wurden praktisch nur berücksichtigt, sofern vollständige Schädel bekannt sind. Die südamerikanischen Fossilformen wurden außer Betracht gelassen.

Das untersuchte Material ist heterogen und beruht z. T. auf Zooexemplaren, so daß – nach den eigenen Worten der Verfasserin – die Grundlagen für das mongolische Wildpferd *(E. przewalskii)*, für Halbesel *(E. hemionus)* und Wildesel *(E. africanus)* als ungenügend zu bezeichnen sind.

Die Verfasserin unterscheidet acht Wildarten, ohne jedoch eine subgenerische Gruppierung vorzunehmen: *Equus grevyi, E. burchelli* (!), *E. quagga, E. zebra, E. africanus, E. hemionus, E. kiang* und *E. przewalskii.*

Das Ergebnis wird in zwei Cladogrammen (nach HENNIG) zusammengefaßt, die sich vor allem durch die Stellung von *E. grevyi* unterscheiden. Die Zebras sind keine phyletische Einheit, indem die Quagga-Gruppe (*E. quagga* und *E. burchelli* sowie *E. mauritanicus* als pleistozäne Art) sich frühzeitig von den übrigen Einhufern getrennt hat. *E. stenonis* steht der Wurzelgruppe der Quaggas am nächsten.

Der zweiten Hauptgruppe gehören Grevy- *(E. grevyi)* und Bergzebra *(E. zebra)*, ferner die Esel *(E. africanus)* und Pferdeesel (*E. hemionus* und *E. kiang*) sowie das Wildpferd (*E. przewalskii*) an. *Equus tabeti* aus dem Pleistozän Afrikas ist eine asinide Form.

Da nur Schädelmaterial herangezogen wurde, sind nur wenige weitere Fossilformen berücksichtigt, so daß zahlreiche Probleme offen bleiben mußten.

Abgesehen davon, wurde die Fachliteratur nicht entsprechend berücksichtigt und die Ergebnisse sind nicht nomenklatorisch zum Ausdruck gebracht worden. E. THENIUS, Wien

SEBEOK, TH. A.; UMIKER-SEBEOK, D. J. (eds.): **Speaking of Apes.** A critical anthology of two-way communication with man. New York and London: Plenum Press 1980. 480 pp. US $ 37,50.

Unsere Kenntnisse über Kommunikationssysteme bei Tieren, insbesondere bei Menschenaffen, sind in den letzten 20 Jahren erheblich erweitert worden. Neben einer großen Fülle neuer, vor allem experimenteller Fakten stehen zahlreiche Hypothesen von häufig wenig kritischer Begründung. Für alle, die sich mit dem Problem der Kommunikation zwischen Tieren, zwischen Tier und Mensch und schließlich mit der Evolution menschlicher Sprache beschäftigen, ist das vorliegende Sammelwerk von größtem Nutzen. Es enthält in 21 Beiträgen von 25 hervorragenden Sachkennern (u. a. CHOMSKY, GARDNER, HEDIGER, LENNEBERG, MARLER, RUMBAUGH, SEBEOK) eine fundierte Übersicht über die Tatsachenbefunde, über Hypothesen, die aus diesen entwickelt wurden, und vor allem einige höchst lesenswerte kritische Bewertungen zu den Themen: Was ist Sprache (LENNEBERG, CHOMSKY), Kommunikation zwischen Schimpanse und Mensch, Sprache – Benennung von Gegenständen –, Begriffsbildung, Sprache und Hirn, „Schimpansensprache" = affektive Vokalisation oder Symbolsprache? (MARLER) u. a.

Ausführlich diskutiert wird die Problematik, ob einem Organismus, der die Fähigkeit zur begriffsbildenden Lautsprache in der Stammesgeschichte nicht erworben hat, und dem vermutlich der entsprechende zentralnervöse Apparat fehlt, in einer künstlichen und nicht adäquaten Laborumwelt eine echte Sprache beigebracht werden kann. Auf die katastrophalen Folgen des mangelnden Sozialkontaktes bei Versuchen über Kommunikation zwischen Schimpanse und Computer (LANA) wird verwiesen.

Der knappe und klare Beitrag von CHOMSKY über die Frage, was Sprache eigentlich sei, sollte Pflichtlektüre für alle sein, die sich dem Problem nähern wollen. Die Mehrzahl der Beiträge ist zwischen 1968 und 1979 bereits anderen Ortes veröffentlicht worden. Die Anthologie ist als Standardwerk unentbehrlich. D. STARCK, Frankfurt/M.

Neuerscheinung

Vergleichende Untersuchungen zur Nahrungswahl von Gams- und Rotwild

unter besonderer Berücksichtigung der mikrobiellen Besiedlung und der Verdauungsvorgänge im Pansen. Von Ute Drescher-Kaden. Heft 12 der „Fortschritte in der Tierphysiologie und Tierernährung: Beihefte zur Zeitschrift für Tierphysiologie, Tierernährung und Futtermittelkunde". 1981. 108 Seiten mit 29 Abbildungen und 30 Tabellen. Kartoniert 54,– DM

Bei weiterem Rückgang der Viehhaltung im Alpengebiet gilt es zu prüfen, ob ein der tragbaren Wilddichte entsprechendes Vorkommen von wildlebenden Wiederkäuern auf aufgegebenen Almen und Ödland zur alternativen Nutzung geeignet wäre. Um hierbei alle Ansprüche des in den betreffenden Biotopen lebenden Wildes zu erfassen, sind neben Studien über Wohn- und Aktionsbereiche, Aktivitätszyklen und Sozialverhalten speziell auch ernährungsphysiologische Untersuchungen erforderlich.
Diesem Ziel dienen vergleichende, in sieben Gebieten des Alpenraumes an Gams- und Rotwild durchgeführte ökophysiologische Untersuchungen sowie Vergleichsmessungen am Rotwild eines Gebietes der Voralpenregion. Die in Feldversuchen gewonnenen Ergebnisse verdeutlichen die Zusammenhänge zwischen Ausbildung des Verdauungstraktes und artspezifischer Nahrungswahl unter wechselnden Ernährungsbedingungen, gegen Einblick in mikrobielle Besiedlung und Fermentationsleistungen des Pansens und erlauben die Zuordnung von Gams und Rotwild als „intermediäre Ernährungstypen".
Angesprochen sind Tier- und Ernährungsphysiologen, ferner Ökologen, Wildbiologen, Forstwirte, Landschaftspfleger und Gehegetierärzte, die ihre Wildkenntnisse vertiefen möchten und Kriterien zur Beurteilung von Biotopkapazitäten suchen.

Palatability and Flavor Use in Animal Feeds Schmackhaftigkeit des Futters und Flavor-Anwendung

First International Symposium on Palatability and Flavor Use in Animal Feeds, 10.–11. October 1978 in Zürich
Mit Beiträgen von 17 Autoren, zusammengestellt von Hans Bickel

Heft 11 der „Fortschritte in der Tierphysiologie und Tierernährung"; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierphysiologie, Tierernährung und Futtermittelkunde"
1980. 148 Seiten mit 27 Abbildungen und 77 Tabellen. Texte englisch, deutsch oder französisch, mit englischer und deutscher, von Fall zu Fall auch französischer Zusammenfassung. Kartoniert 58,– DM

Wesentliche Voraussetzung der heutigen, auf hohe Leistung ausgerichteten Tierproduktion ist eine bedarfsgerechte Fütterung. Welche Möglichkeiten sich Wissenschaft und Praxis bieten, um durch Verwendung von Aromastoffen die Beliebtheit des Futters zu verbessern, wird in den 17 Beiträgen dieses Heftes geprüft.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 212,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 39,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Vol. 46 (5), 273–336, Oktober 1981 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Wöhrmann-Repenning, Angela: Die Topographie der Mündungen der Jacobsonschen Organe des Kaninchens *(Oryctolagus cuniculus)* unter funktionellem Aspekt. – The functional topography of the orifices of Jacobson's organs in the rabbit *(Oryctolagus cuniculus)* 273

Dahlbäck, M.; Andersson, M.: Biology of the Wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus,* in southern Sweden. Part V. – Biologie des Wildkaninchens, *Oryctolagus cuniculus,* in Südschweden. Teil V. 280

Jankov, P.; Apfelbach, R.: Zur altersabhängigen Lerngeschwindigkeit weiblicher Laborratten. – Age dependent learning speed of female laboratory rats 284

Gębczyński, M.: The oxygen consumption in growing Fat dormice, *Glis glis.* – Altersabhängigkeit im Sauerstoffverbrauch bei jungen Siebenschläfern *(Glis glis)* 289

Kruuk, H.; De Kock, Lil: Food and habitat of badgers (*Meles meles* L.) on Monte Baldo, northern Italy. – Nahrung und Habitat vom Dachs (*Meles meles* L.) am Monte Baldo, Norditalien 295

Neuhaus, W.: Die Bedeutung des Schnüffelns für das Riechen des Hundes. – The importance of sniffing for the olfaction of the dog 301

Trillmich, F.; Majluf, Patricia: First observations on colony structure, behavior, and vocal repertoire of the South American Fur Seal (*Arctocephalus australis* Zimmermann, 1783) in Peru. – Erste Beobachtungen über Koloniestruktur, Verhalten und Lautrepertoire des Südamerikanischen Seebären (*Arctocephalus australis* Zimmermann, 1783) in Peru 310

Chapman, D. I.; Chapman, Norma G.; Kennaugh, J. H.: Development of the preputial gland of immature Fallow deer (*Dama dama* Linnaeus) with particular reference to puberty. – Entwicklung der Präputialdrüse von jungen Damhirschen (*Dama dama* Linnaeus) mit besonderer Berücksichtigung der Pubertät 322

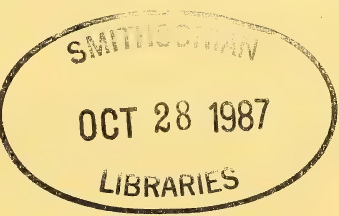
Wissenschaftliche Kurzmitteilungen

Wason, Anil; Misra, S. D.: Observations on the directional differences in homing ability of the rat-tailed bat, *Rhinopoma microphyllum* (Brunnich). – Beobachtungen über Unterschiede im Heimfindevermögen der Mausschwanz-Fledermaus *Rhinopoma microphyllum* (Brunnich) 331

Helle, T.: Observations of hider-like mother-infant behaviour in the semidomestic reindeer, *Rangifer tarandus tarandus* L. in northern Finland. – Beobachtungen über abliegerähnliches Mutter-Kalb-Verhalten beim Ren (*Rangifer tarandus tarandus* L.) in Nord-Finnland 333

Bekanntmachung 335

Buchbesprechungen 335





Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z.Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 46 (1981) 5, 273–336
InterCode: ZSAEA 7 46 (5), 273–336 (1981)

Die Topographie der Mündungen der Jacobsonschen Organe des Kaninchens *(Oryctolagus cuniculus)* unter funktionellem Aspekt

Von ANGELA WÖHRMANN-REPENNING

Zoologie und Vergleichende Anatomie, Universität Kassel

Eingang des Ms. 28. 1. 1981

Abstract

The functional topography of the orifices of Jacobson's organs in the rabbit (Oryctolagus cuniculus)

Studied was the relationship between Jacobson's organs and the oral cavity in the rabbit. In Lagomorpha Jacobson's organs do not open into the nasopalatine ducts as they do in most mammals. Therefore the possibility of a communication between the organs and the oral cavity has not been considered. However, the present study demonstrates a close relationship between Jacobson's organs and the oral cavity in the rabbit. Presumably the inspired air stream, which traverses the nasal cavities, aspirates particles from the mouth through the narrow nasopalatine ducts into the nose. During this process these particles pass the orifices of Jacobson's organs and might enter them. The rostral part of the oral cavity, where the openings of the nasopalatine ducts are located, is ventilated constantly by rhythmic movements of the upper lips, which is a typical phenomen in rabbits. By this air is funneled into two lateral furrows, which communicate caudally with the oral orifices of the nasopalatine ducts. Hence it is suggested that the rhythmic movement of the upper lips in rabbits is analogous to "flehmen" in other mammals. It can be concluded that in rabbits substances approach Jacobson's organs mainly or even completely from the oral cavity.

Einleitung

Die Mündungen der Jacobsonschen Organe der meisten Mammalia stehen in enger Beziehung zu den Ductus nasopalatini (MIHALKOVICS 1898; WÖHRMANN-REPENNING 1978 u. v. a.). Unter dieser Bedingung treten die Organe bei der Reizaufnahme in enge Beziehung zur Mundhöhle. Die Lage der Öffnungen der Jacobsonschen Organe deutet sogar häufig auf einen engeren Bezug der Organe zum Cavum oris als zum Cavum nasi hin (SEYDEL 1899 u. a.).

Demgegenüber öffnen sich die Jacobsonschen Organe aller Vertreter der beiden Ordnungen Rodentia und Lagomorpha ohne direkt sichtbaren Bezug zu den Ductus nasopalatini ausschließlich in das Cavum nasi. Dieses Phänomen wird dementsprechend häufig in der Literatur diskutiert und eine Kommunikation der Organe mit der Mundhöhle für wenig wahrscheinlich gehalten (KERKHOFF 1924; KLEIN 1881 u. a.). Kürzlich konnte für die Ratte als Vertreter der Rodentia eine zwar indirekte aber eindeutige Verbindung der Mündungen der Jacobsonschen Organe zu den Ductus nasopalatini und damit zum Cavum oris nachgewiesen werden (WÖHRMANN-REPENNING 1980). Die Befunde machen hier deutlich, daß die Distanz zwischen den intranasalen Mündungen der Jacobsonschen Organe und denen der Ductus nasopalatini letztlich durch die mächtige Entfaltung der fugenlos zusammenstehenden Nagezähne bedingt ist.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die entsprechende Situation bei einem Vertreter der Lagomorpha eingehender zu untersuchen. Es ist auch hier anzunehmen, daß wie bei den Rodentia eine direkte Beziehung der Jacobsonschen Organe zur Mundhöhle durch die Existenz der Nagezähne unterbunden wird. Die Klärung der dadurch entstehenden Fragen

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4605-0273 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 273–279

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

ist deshalb von besonderem Interesse, weil sich die Lagomorpha bezüglich der Anatomie der rostralen Nasen- und Gaumenanteile grundsätzlich von den Rodentia unterscheiden. Die Arbeit steht damit im Rahmen einer vergleichenden Untersuchungsreihe, in welcher bei Angehörigen verschiedener Ordnungen der Mammalia die Beziehungen der Jacobsonschen Organe zur Mundhöhle untersucht werden (Wöhrmann-Repenning 1978, 1980 1981). Bezüglich des Baues und der Funktion der Jacobsonschen Organe muß in diesem Zusammenhang auf andere Autoren verwiesen werden (Schilling 1970 u. v. a.).

Material und Methode

Zur Untersuchung wurden vier mit Bouinschem Gemisch perfundierte Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus* [Linné, 1758]) herangezogen. Die für diese Arbeit relevanten Nasenanteile wurden bei drei Individuen an Hand von 7 µm dicken Querschnittserien untersucht, die mit Hämalaun-Eosin, Säurealizarinblau-Anilinblau-Orange G und Molybdänhämatoxylin nach Held gefärbt waren.

An der vierten Nase erfolgten makroskopische Beobachtungen.

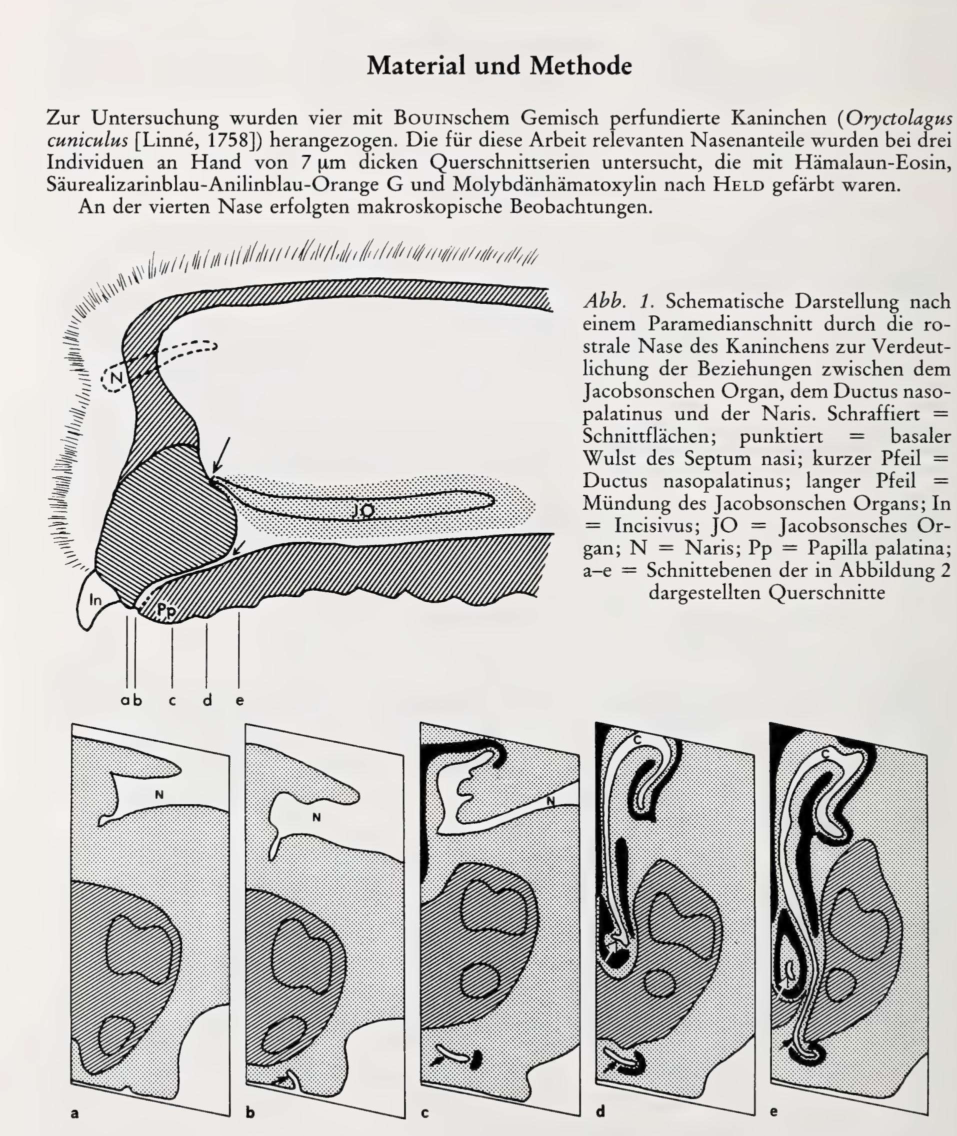


Abb. 1. Schematische Darstellung nach einem Paramedianschnitt durch die rostrale Nase des Kaninchens zur Verdeutlichung der Beziehungen zwischen dem Jacobsonschen Organ, dem Ductus nasopalatinus und der Naris. Schraffiert = Schnittflächen; punktiert = basaler Wulst des Septum nasi; kurzer Pfeil = Ductus nasopalatinus; langer Pfeil = Mündung des Jacobsonschen Organs; In = Incisivus; JO = Jacobsonsches Organ; N = Naris; Pp = Papilla palatina; a–e = Schnittebenen der in Abbildung 2 dargestellten Querschnitte

Abb. 2. Schematische Darstellung verschiedener Querschnitte durch die rostrale Nase des Kaninchens. Die genauen Schnittebenen der mit a–e bezeichneten Querschnitte sind unter der entsprechenden Kennzeichnung der Abbildung 1 zu entnehmen. Schraffiert = Praemaxillare; schwarz = Knorpel; schwarzer Pfeil = Ductus nasopalatinus; weißer Pfeil = Jacobsonsches Organ; C = Cavum nasi; N = Naris

Ergebnisse

Die Jacobsonschen Organe von *Oryctolagus cuniculus* dehnen sich im rostralen Cavum nasi beidseitig der Basis des Septum nasi über eine Länge von durchschnittlich 17 mm aus (Abb. 1). In diesem Abschnitt liegt die Septumbasis überwiegend zwischen dem bei den Lagomorpha wegen der kräftigen Incisivi äußerst mächtig entwickelten Praemaxillare (Abb. 2).

Die Jacobsonschen Organe werden wie bei der Mehrzahl der Mammalia (Kolmer 1927; Matthes 1934 u. a.) von den Paraseptalknorpeln begleitet. Dabei werden die Organe mit dem sie umgebenden gefäß- und drüsenreichen Bindegewebe rostral von einer kompletten Knorpelröhre umschlossen (Abb. 2e). Caudal hingegen besitzen die Paraseptalknorpel je einen lateralen spaltförmigen Durchbruch (Abb. 3). Die Jacobsonschen Organe sind caudal blindsackförmig geschlossen. Rostral öffnen sie sich über einen engen Spalt (Abb. 1 und 2d) in das Cavum nasi. Wie aus der Abbildung 1 weiter hervorgeht, ist der vorderste Abschnitt des Jacobsonschen Organs leicht dorsal gekrümmt.

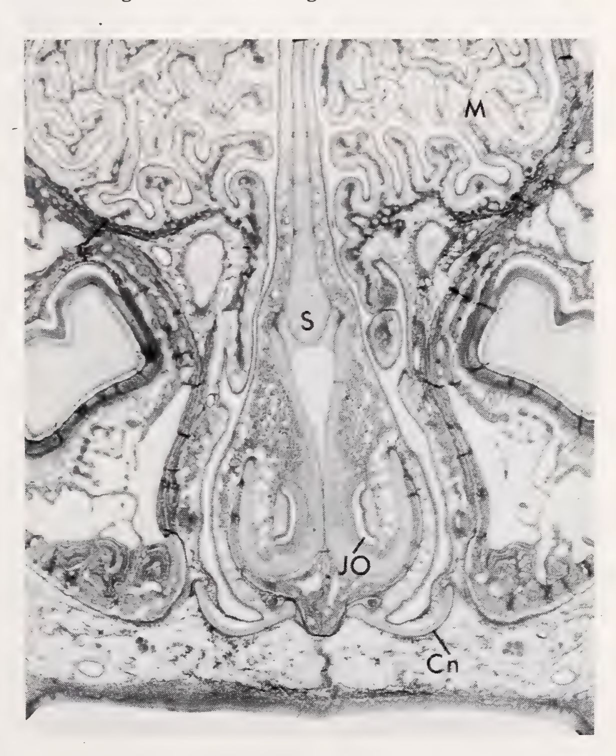


Abb. 3. Querschnitt durch die Jacobsonschen Organe und Teile der Nasenhöhlen des Kaninchens. Cn = Cartilago nasopalatina; JO = Jacobsonsches Organ; S = Septum nasi; M = Maxilloturbinale. (Säurealizarinblau-Anilinblau-Orange G, 7 µm, 14:1; Photomakroskop, Wild M 400)

An Querschnitten durch die Nase des Kaninchens wird deutlich, daß dort, wo die Mündungen der Jacobsonschen Organe liegen, die Ductus nasopalatini in großer Distanz zu ihnen unter dem Praemaxillare verlaufen (Abb. 2d). Diese Ductus kommunizieren erst caudal der Mündungen der Jacobsonschen Organe über einen engen Spalt mit dem Cavum nasi (Abb. 1 und 2e). Die parallel zur Septumbasis verlaufenden Spalten begleiten die Jacobsonschen Organe bis zu ihren caudalen Enden. Abbildung 3 zeigt deutlich, daß sich die eigentliche Nasenhöhle mit ihren umfangreichen Turbinalia – im Bild das Maxilloturbinale – über den die Jacobsonschen Organe umfassenden Wülsten befindet. Die beiden die

Septumbasis umschließenden Spalten stellen damit eine caudale Verlängerung der ebenfalls schlitzförmigen Ductus nasopalatini dar. Verdeutlicht wird dies noch durch die die Spalten und rostral die Ductus ventro-lateral umfassende rinnenförmige Cartilago nasopalatina (Abb. 2c–e und 3). Dieser Knorpel wird schon von Voit (1909) am Primordialcranium des Kaninchens beschrieben.

Die Ductus nasopalatini laufen rostral in Form zweier längerer schmaler Rinnen parallel zum Gaumen unter dem Praemaxillare (Abb. 1, 2c und d). Sie öffnen sich erst dicht hinter den beiden kleinen zweiten Incisivi in den Sulcus papillae palatinae, der die Papilla palatina modelliert (Abb. 1, 2b, 4 und 5). Lautenschlager (1934) verneint die Existenz einer Gaumenpapille beim Kaninchen. Dieser Irrtum dürfte darauf basieren, daß diese Papilla palatina bei vielen Vertretern der untersuchten Species auf Grund der stets sehr plastisch entwickelten Rugae palatinae optisch wenig deutlich hervortritt (Abb. 4).

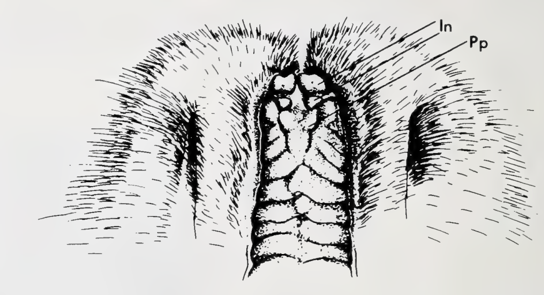


Abb. 4. Rostrale Gaumenansicht des Kaninchens
In = Incisivus
Pp = Papilla palatina

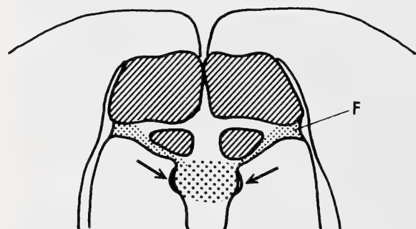


Abb. 5. Schematische Darstellung der rostralen Gaumenansicht des Kaninchens. Schraffiert = Incisivi; grob punktiert = Papilla palatina; Pfeile = orale Öffnungen der Ductus nasopalatini; F = laterale Furchen (fein punktiert)

Der Sulcus papillae palatinae erfährt rostral eine Verlängerung durch zwei grubige Vertiefungen der Gaumenschleimhaut (Abb. 2a), die neben den beiden kleinen Incisivi verlaufen. An diese beiden Furchen – in der Abbildung 5 sind sie durch eine feine Punktierung gekennzeichnet – legen sich lateral die beiden mächtigen Oberlippen an. Die beiden großen Nagezähne, die ersten Incisivi, stehen bei dem untersuchten Vertreter der Lagomorpha wie bei den Rodentia (Wöhrmann-Repenning 1980) als geschlossene Einheit zusammen (Abb. 5).

Geschmacksknospen an der Papilla palatina, wie sie bei anderen Mammalia und so auch bei Rodentia beobachtet wurden (Kolmer 1927b; Hofer 1977, 1979; Wöhrmann-Repenning 1978, 1980), ließen sich bei den untersuchten Kaninchen nicht nachweisen.

Diskussion

Bei oberflächlicher Betrachtung der Jacobsonschen Organe von *Oryctolagus cuniculus* erscheint es auf Grund der Topographie ihrer Partes rostrales zunächst unwahrscheinlich, daß das Organ vom Cavum oris her mit Reizstoffen versehen wird. Tatsächlich wird dieses auch stets für kaum denkbar gehalten (Klein 1881b u. a.). Wie bei den Rodentia (Wöhrmann-Repenning 1980) öffnen sich die Jacobsonschen Organe unabhängig von den Ductus nasopalatini ausschließlich in das Cavum nasi (Abb. 1). Während jedoch bei den

Rodentia die Ductus nasopalatini in großer Distanz caudal zu den Mündungen der Jacobsonschen Organe den Gaumen durchsetzen, öffnen diese sich bei dem untersuchten Kaninchen weit rostral hiervon in das Cavum oris (Abb. 1). Damit ist es ausgeschlossen, daß die Jacobsonschen Organe hier wie bei der Ratte über eine subseptale Furche mit den Ductus nasopalatini kommunizieren. Dennoch ist auf Grund der vorliegenden Befunde anzunehmen, daß die Jacobsonschen Organe auch beim Kaninchen teilweise, wenn nicht sogar ausschließlich über die ventrale Passage mit Reizstoffen versorgt werden.

Die Jacobsonschen Organe – obwohl streng genommen Bestandteil der Nase – verlaufen in jeder Beziehung isoliert in ihr (Abb. 3). Der eigentliche Nasenhöhlenraum befindet sich dorsal des Septumwulstes, in welchem sich die Jacobsonschen Organe erstrecken. So betrachtet, handelt es sich hierbei mit SCHILLING (1970) um einen völlig eigenständigen Komplex, dessen Lage nicht automatisch seine Beziehungen beinhaltet.

Jeder Atemzug, der durch die Nares in Richtung auf den Ductus nasopharyngeus gesogen wird, passiert primär, wenn nicht sogar ausschließlich, das dorsale eigentliche Cavum nasi mit seinen darin befindlichen Conchae. Eine für das Funktionieren der Jacobsonschen Organe notwendige Ventilation der Mündungsbereiche der Organe mit Frischluft ist damit fast ausgeschlossen. Die schmalen Spalten, welche um die basalen Septumwülste liegen und die dorsal mit der breiten Nasenhöhle kommunizieren (Abb. 2e und 3) liegen außerhalb des die Nase des Kaninchens passierenden Respirationsstromes. LAUTENSCHLAGER (1934), der sich bereits mit dem Problem befaßt hat, zieht dennoch den – wie ich meine – Fehlschluß, daß „die schmale Rinne, die durch Zusammenschluß der beiden Nasenhöhlen gebildet wird und in die das Jacobsonsche Organ mündet, allein durch sein Gefälle schon geeignet ist, dem Organ von der Gegend der Nasenöffnung Geruchssekret zuzuführen und nach dessen Prüfung wieder nach den Ductus abzuleiten". Genau dies widerspricht nach meiner Meinung physikalischen Prinzipien. Danach dürfte durch die kapillarfeinen Ductus nasopalatini Luft nicht sinken, wie LAUTENSCHLAGER meint, sondern sie müßte durch sie im Gegenteil nasad gesogen werden! Zugrunde liegt hier ein Prinzip, nach dem z. B. die Wasserstrahlpumpe funktioniert, wobei bekanntlich Ströme – in diesem Fall Luftströme – hoher Geschwindigkeit aus einmündenden Seitenkanälen Partikel mitreißen.

In diesem Zusammenhang haben sicherlich die beim Kaninchen auffallend umfangreichen Cartilagines nasopalatinae, die rostral die Ductus nasopalatini begleiten und caudoventral die ausgedehnten Foramina incisiva verschließen, eine gewisse Bedeutung. Dadurch wird erreicht, daß diese Partien und in besonderem Umfang die Ductus nasopalatini unter einem Luftsog nicht kollabieren können.

Unter Berücksichtigung der oben beschriebenen Strömungsmechanismen ist es nicht mehr schwierig, sich vorzustellen, daß die Jacobsonschen Organe an diesem von der Mundhöhle kommenden Luftstrom partizipieren. Die Organe selbst bilden wiederum durch die sie begleitenden Schwellgefäße einen Pumpapparat, der Reizstoffe einsaugen kann (BROMAN 1920; KERKHOFF 1924 u. a.).

Die Frage nach der Ventilation der oralen Gaumenpartie läßt sich auch an Hand der vorliegenden Befunde beantworten. Bei anderen Säugern erfolgt dies im einfachsten Fall wie z. B. bei *Tupaia glis* (WÖHRMANN-REPENNING 1978) über die sich ventral zwischen die Incisivi fortsetzende Furche, die rostral das Rhinarium spaltet. Die Rodentia haben unter Umgehung der Nagezähne ein kompliziertes, bis zur Papilla palatina reichendes Furchensystem ausgebildet (WÖHRMANN-REPENNING 1980). Bei den Lagomorpha, deren Nagezähne auch fugenlos zusammenstehen, ist wegen der rostralen Lage der Papilla palatina ein vergleichbares System nicht möglich. Tatsächlich teilen sich hier die Oberlippen bereits oberhalb der Nagezähne (Abb. 6) und begrenzen dann den Gaumen ventro-lateral. Hier nun führen diese Oberlippen bei Kaninchen – ein allgemein bekanntes Phänomen – häufig rhythmische Bewegungen aus. Schon KNAPPE (1964) vermutete hier eine dem Flehmen anderer Säuger vergleichbare Funktion, ohne dies jedoch weiter auszuführen. Die Bewe-

gung des Flehmens saugt Luft über die mediale Furche, die das Rhinarium spaltet, in den Sulcus papillae palatinae und damit in den Bereich der Mündungen der Ductus nasopalatini. Hier wird ein Bezug zum Jacobsonschen Organ vermutet (Bailey 1978; Estes 1972 u. a.). Da ein derartiges Flehmen bei den Lagomorpha aus anatomischen Gründen nicht möglich ist, vermute ich, daß der Oberlippenbewegung eine analoge Funktion zukommt, besonders deshalb, weil mit dieser Art der Ventilation ständig Frischluft in die lateralen Gruben (Abb. 5) gedrückt wird. Diese Gruben wiederum kommunizieren, wie beschrieben, direkt mit dem Sulcus papillae palatinae. Diese Vermutung bedarf jedoch zu ihrer



Abb. 6. Frontalansicht der Nase des Kaninchens

endgültigen Klärung einer weiteren eingehenden Untersuchung. Dies nicht zuletzt auch deshalb, weil die rhythmische Oberlippenbewegung des Kaninchens ungleich häufiger stattfindet als das Flehmen anderer Säuger. Dennoch meine ich aus diesen und den anderen Befunden schließen zu können, das *O. cuniculus* seine Jacobsonschen Organe primär über die orale Passage mit Reizstoffen versorgt.

Zusammenfassung

Die Jacobsonschen Organe der Lagomorpha öffnen sich nicht wie bei den meisten Mammalia in die Ductus nasopalatini. Ihre Mündungen liegen in größerer Distanz zu diesen im rostralen Cavum nasi. Daher wurde bislang bei den Lagomorpha eine Reizaufnahme der Jacobsonschen Organe über das Cavum oris für wenig wahrscheinlich gehalten.

Nach den Befunden der vorliegenden Untersuchung kann jedoch unter funktionsanalytischen Gesichtspunkten eine Beziehung der Jacobsonschen Organe des Kaninchens zu den Ductus nasopalatini und damit zum Cavum oris als sicher angenommen werden. Danach werden Substanzen nach dem gleichen Prinzip wie bei der Wasserstrahlpumpe vom Respirationsstrom, der die Nasenhöhle rasch dorsal durchzieht, durch die englumigen Ductus nasopalatini von oral angesogen. Diese eingesogenen Partikel passieren so auch die Öffnungen der Jacobsonschen Organe und können von ihnen aktiv aufgenommen werden.

Die rhythmischen Oberlippenbewegungen des Kaninchens wiederum sorgen für eine ständige Ventilation der Pars oralis das Cavum oris. Dabei legen sich die Oberlippen an zwei laterale Gruben, die mit dem Sulcus papillae palatinae verbunden sind, in den wiederum die Ductus nasopalatini münden. Die Oberlippenbewegung dürfte damit ein dem Flehmen anderer Mammalia analoger Mechanismus sein. Nach diesen Befunden darf man annehmen, daß Kaninchen die Reizstoffe, welche für die Jacobsonschen Organe bestimmt sind, primär über die orale Passage aufnehmen.

Literatur

Bailey, K. (1978): Flehmen in the Ring-tailed Lemur *(Lemur catta)*. Behaviour **65**, 309–319.

Broman, I. (1920): Das Organon vomero-nasale Jacobsoni – ein Wassergeruchsorgan! Anat. H. **58**, 137–191.

Estes, R. D. (1972): The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction. Mammalia **36**, 315–341.

Hofer, H. O. (1977): The anatomical relations of the ductus vomeronasalis and the occurence of taste buds in the papilla palatina of *Nycticebus coucang* (Primates, Prosimiae) with remarks on strepsirrhinism. Gegenbaurs morph. Jb. **123**, 836–856.

— (1980): Further Observations on the Occurence of Taste Buds in the Papilla palatina of Primates. Gegenbaurs morph. Jb. **126**, 110–117.

Kerkhoff, W. (1924): Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Jacobsonschen Organs. Z. Mikrosk.-anat. Forsch. **1**, 621–638.

Klein, E. (1881): Further Contribution to the Minute Anatomy of the Organ of Jacobson in the Guinea-Pig. Quart. J. Micro. Sci. **21**, 219–230.

— (1881b): The Organ of Jacobson in the Rabbit. Quart. J. Micro. Sci. **21**, 549–570.

Knappe, H. (1964): Zur Funktion des Jacobsonschen Organs. Zool. Garten **28**, 188–194.

Kolmer, W. (1927): Das Geruchsorgan. In: v. Möllendorff, Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. **3** I. Berlin: Springer-Verlag. 192–249.

— (1927b): Über das Vorkommen von Geschmacksknospen im Ductus nasopalatinus der Ratte. Anat. Anz. **63**, 248–251.

Lautenschlager, F. (1934): Über das Jacobsonsche Organ von Wassernagern und Landnagern. Zool. Anz. **107**, 285–294.

Matthes, E. (1934): Geruchsorgan. In: Bolk, L.; E. Göppert; E. Kallius; W. Lubosch; Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. **2**, 2. Berlin, Wien: Verlag Urban und Schwarzenberg. 879–948.

Mihalcovics, V. v. (1898): Nasenhöhle und Jacobsonsches Organ. Anat. H. **11**, 3–107.

Seydel, O. (1899): Über Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Munddache von *Echidna*. Denkschr. med. nat. Ges. Jena **6**, 445–532.

Voit, M. (1909): Das Primordialcranium des Kaninchens. Anat. H. **38**, 427–616.

Schilling, A. (1970): L'organe de Jacobson du Lémurien malgache *Microcebus murinus* (Miller 1777). Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris **61**, 203–280.

Wöhrmann-Repenning, A. (1978): Geschmacksknospen an der Papilla palatina von *Tupaia glis* (Diard 1820), ihr Vorkommen und ihre Beziehungen zum Jacobsonschen Organ. Gegenbaurs morph. Jb. **124**, 375–384.

— (1980): The Relationship between Jacobson's Organ and the Oral Cavity in a Rodent. Zool. Anz. **204**, 391–399.

— (1981): Zur embryonalen und frühen postnatalen Entwicklung des Jacobsonschen Organs in Beziehung zum Ductus nasopalatinus bei der Ratte. Zool. Anz. **206**, 203–214.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Angela Wöhrmann-Repenning, Zoologie und Vergleichende Anatomie, Universität Kassel, Heinrich-Plett-Str. 40, D-3500 Kassel

Biology of the Wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, in southern Sweden

V. Seasonal variation of weight of the anal and inguinal glands[1]

By M. Dahlbäck, and M. Andersson

Pharmacological Department, AB Draco, Lund, and
Department of Zoology, University of Lund, Sweden

Receipt of Ms. 22. 5. 1981

Abstract

Studied seasonal development of the anal and inguinal glands in male and female wild rabbits in southern Sweden. In both sexes, the size of the glands was strongly correlated with the sexual development. Maximal sizes of the glands were attained during the intense breeding period, April to August.

Introduction

An investigation of the reproductive biology of the wild rabbit has been in progress in southern Sweden since 1972 (cf. Andersson and Meurling 1977; Borg et al. 1978; Andersson et al. 1979a, 1979b; Dahlbäck and Andersson 1981). The present paper, which is a result of this investigation, describes the seasonal weight changes of the anal and inguinal glands, two of the main odoriferous skin glands in the rabbit. Both glands are stimulated by androgens, especially testosterone (Mykytowycz 1966a, b; Salesses and Marois 1969; Strauss and Ebling 1970; Wales and Ebling 1971; Ebling 1972), for which reason it was of interest to compare the seasonal patterns of these glands with the sexual cycles (described by Andersson et al., 1979b). The importance of the odoriferous glands in the social behaviour of the wild rabbit is well-known (see Mykytowycz 1964, 1967, 1968, 1970, 1972, 1973, 1974 for reviews).

Secretions of the anal gland (consisting of two lobes lying lateral to the rectum) give the faecal pellets a very distinctive odour (Mykytowycz 1966a; Hesterman and Mykytowycz 1968). The odour, thus distributed by the faeces, plays an important role in marking territorial boundaries (Mykytowycz 1966a, 1968). The inguinal glands lie in a skin pouch on either side of the rectum and penis or vagina. The inguinal odour is apparently associated with sexual attraction and individual identification (Mykytowycz 1966a; Mykytowycz et al. 1976; Strauss and Ebling 1970). References to papers concerning the gross anatomy and histology of the anal and inguinal glands are given by Mykytowycz (1966a, 1966b).

Material and methods

Rabbits of both sexes were shot as monthly samples in the Revinge area, approx. 20 km east of Lund in southern Sweden; for details see Andersson et al. (1979b). The animals were weighed, dissected, and various organs, including the anal and inguinal (apocrine plus sebaceous portion) glands, were

[1] This work was supported by grants from the Swedish Natural Science Research Council.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4605-0280 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 280–283

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

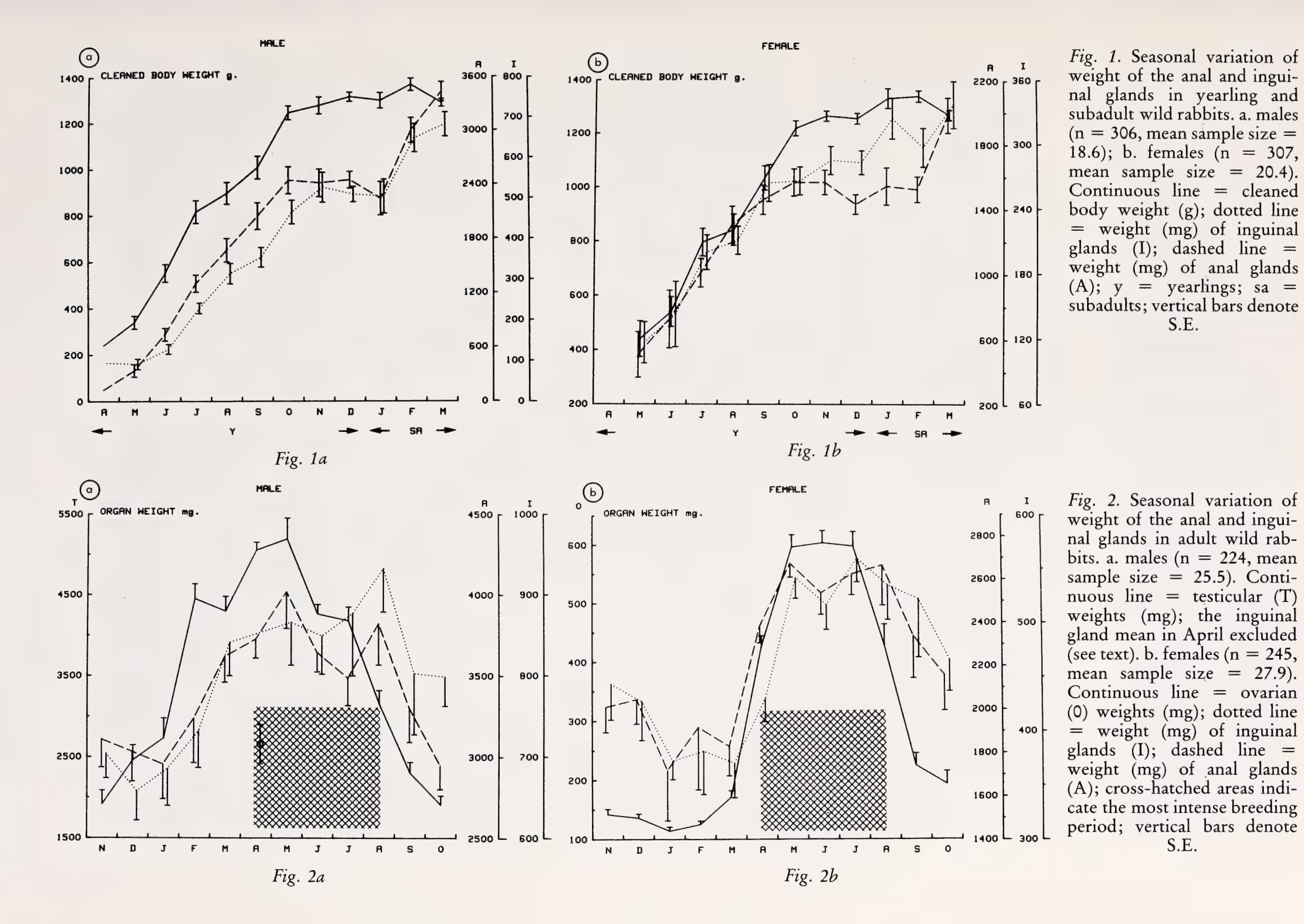


Fig. 1a

Fig. 1b

Fig. 1. Seasonal variation of weight of the anal and inguinal glands in yearling and subadult wild rabbits. a. males (n = 306, mean sample size = 18.6); b. females (n = 307, mean sample size = 20.4). Continuous line = cleaned body weight (g); dotted line = weight (mg) of inguinal glands (I); dashed line = weight (mg) of anal glands (A); y = yearlings; sa = subadults; vertical bars denote S.E.

Fig. 2a

Fig. 2b

Fig. 2. Seasonal variation of weight of the anal and inguinal glands in adult wild rabbits. a. males (n = 224, mean sample size = 25.5). Continuous line = testicular (T) weights (mg); the inguinal gland mean in April excluded (see text). b. females (n = 245, mean sample size = 27.9). Continuous line = ovarian (0) weights (mg); dotted line = weight (mg) of inguinal glands (I); dashed line = weight (mg) of anal glands (A); cross-hatched areas indicate the most intense breeding period; vertical bars denote S.E.

weighed fresh and fixed in Bouin's fluid. The eye lenses, for use in age separation of the animals, were secured with the technique described by Lord (1960). A total of 1082 specimens from the period March 1972 to December 1975 were studied.

The monthly weight distribution of the eye lenses enabled separation of the animals into two main age categories: one consisted of yearlings (until December) and subadults (January until onset of breeding in March); the other, of adults (for details, see Andersson et al. 1979b).

It was justified to pool the material because the monthly changes in gland weights differed only insignificantly between the years (not illustrated) and the annual reproductive activity was quite uniform during the period studied (Andersson et al. 1979b).

Testicular and ovarian weights were used as indicators of sexual activity.

Results and discussion

The anal and inguinal glands of the yearling population of both sexes increased steadily in weight from May to October (fig. 1), presumeably due to cell proliferation during this period of prepubertal body growth. Mitotic activity is fairly common in the inguinal gland of the growing rabbit, but rare in the adult (Montagna 1959). It is reasonable to assume similar conditions in the anal gland.

After a short period of retarded growth (less pronounced in the female inguinal gland), there was a new weight increase from January onwards. This weight increase in the subadult population, not associated with any general body enlargement (fig. 1), is probably due to rising levels of stimulating steroid hormones associated with puberty.

The anal and inguinal glands of the adults ran through an annual cycle (fig. 2). After reaching peak values during the most intense breeding period between April and August, the weights began to decline, reaching the lowest values in December–January, during the non-breeding period. However, from January on the development of the glands differed with sex. In the males the gland weights began to increase, while in the females they remained low and did not seem to be influenced by the approaching breeding season until later. This sexual difference is evidently due to a fundamental difference in the fertility cycle.

Whereas the male fertility, reflected by increasing testicular weights (fig. 2a), increased from January onwards, a corresponding ovarian increase, due to corpora lutea formation, did not occur until two months later. These differences were, of course, expected.

A weight increase of the anal and inguinal glands implies increased secretion (Mykytowycz 1966a, b; Wales and Ebling 1971). The main hormone involved in this stimulation in the male is evidently testosterone. This steroid may also be the stimulating one in the female since in the rabbit the ovary secretes significant amounts of testosterone after mating (Hilliard et al. 1974). However, metabolic conversion of corpus luteum progestrone is probably a more significant source of testosterone. The well-known antagonistic effect of estrogen on skin glands probably explains why the glands in the females are lighter (fig. 2).

The time of year of birth will, of course, affect the glandular development in an individual rabbit in the yearling population. However, the fairly short breeding season in the study area (March to August) reduces these differences. In the adults it is reasonable to assume that the glandular development is no longer age-dependent to any appreciable extent. Of course, the transition from age-dependent to non age-dependent glandular development occurs gradually in the present kind of material with rather "rough" age-categories. In young individuals, defined as adults, a certain amount of age-dependent gland development can still be present and cause unexpected deviations in the material. This is why the mean weight of the inguinal gland in the male adults in April (fig. 2a), is considered too low and therefore excluded.

Zusammenfassung

Biologie des Wildkaninchens, Oryctolagus cuniculus, in Südschweden. V. Saisonale Variation der Gewichte von Anal- und Inguinaldrüsen

Die Gewichtsänderungen der Anal- und Inguinaldrüsen männlicher und weiblicher Wildkaninchen im Jahreslauf wurden in Südschweden untersucht. In beiden Geschlechtern war die Drüsenentwicklung mit der Gonadengröße eng korreliert. Höchstgewichte erreichten die Drüsen während der Zeit intensivster Fortpflanzung von April bis August.

References

Andersson, M.; Meurling, P. (1977): The maturation of the ovary in wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, in South Sweden. Acta zool. **58**, 95–101.

Andersson, M.; Borg, B.; Meurling P. (1979a): Biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, in southern Sweden. II. Modifications in the onset of breeding in relation to weather conditions. Swedish Wildl. Res. (Viltrevy) **11**, 129–137.

Andersson, M.; Dahlbäck, M.; Meurling, P. (1979b): Biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, in southern Sweden. I. Breeding season. Swedish Wildl. Res. (Viltrevy) **11**, 103–127.

Borg, B.; Andersson, M.; Meurling, P. (1978): Biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, in southern Sweden. III. Histology of the uterus in the non-breeding season. Acta zool. **59**, 253–260.

Dahlbäck, M.; Andersson, M. (1981): Biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, in southern Sweden. IV. Leyding cell activity and seasonal development of two male accessory organs of reproduction. Acta zool. **62**, 113–120.

Ebling, F. J. (1972): The response of the cutaneous glands to steroids. Gen. Comp. Endocrinol., Suppl. **3**, 228–237.

Hesterman, E. R.; Mykytowycz, R. (1968): Some observations on the odours of the anal gland secretions from the rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). CSIRO Wildl. Res. **13**, 71–81.

Hilliard, J.; Scaramuzzi, R. J.; Pang, C.-N.; Pernardi, R.; Sawyer, C. H. (1974): Testosterone secretion by rabbit ovary in vivo. Endocrinology **94**, 267–271.

Lord, D. R. (1960): The lens as an indicator of age in cottontail rabbits. J. Wildl. Mgmt. **23**, 358–360.

Montagna, W. (1950): The brown inguinal glands of the rabbit. Am. J. Anat. **87**, 213–237.

Mykytowycz, R. (1964): Territoriality in rabbit populations. Austr. Natur. Hist. **14**, 326–329.

— (1966a): Observations on the odoriferous and other glands in Australian wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), and the hare, *Lepus europaeus* P. I. The anal gland. CSIRO Wildl. Res. **11**, 11–29.

— (1966b): Observations on the odoriferous and other glands in the Australian wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), and the hare, *Lepus europaeus* P. II. The inguinal glands. CSIRO Wildl. Res. **11**, 49–64.

— (1967): Communication by smell in the wild rabbit. Proc. ecol. Soc. Aust. **2**, 125–131.

— (1968): Territorial marking by rabbits. Sci. Amer. **218**, 116–126.

— (1970): The role of skin glands in mammalian communication. In: Advances in chemoreception. Ed. by J. W. Johnston, D. G. Moulton and A. Turk. Vol. **1**, 327.

— (1972): The behavioural role of the mammalian skin glands. Naturwiss. **59**, 133–139.

— (1973): Reproduction of mammals in relation to environmental odours. J. Reprod. Fert., Suppl. **19**, 433–446.

— (1974): Odour in the spacing behaviour of mammals. In: Pheromones. Ed. by M. C. Birch.

Mykytowycz, R.; Hesterman, E. R.; Gambale, S.; Dudzinski, M. L. (1976): A comparision of the effectiveness of the odors of rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, in enhancing territorial confidence. J. Chem. Ecol. **2**, 13–24.

Salesses, A.; Marois, M. (1969): Contribution a l'étude du controle hormonale de deux glandes d'origine ectodermique: sensibilité des glandes anales et inguinales du lapin à la testosterone et à l'oestradiol. C. r. Ass. Anat. **143**, 1458–1467.

Strauss, J. S.; Ebling, F. J. (1970): Control and function of skin glands in mammals. Mem. Soc. Endocrinol. **18**, 341–371.

Wales, N. A. M.; Ebling, F. J. (1971): The control of the apocrine glands of the rabbit by steroid hormones. J. Endocr. **51**, 763–770.

Authors' addresses: Magnus Dahlbäck, Pharmacological Department, AB Draco, Box 1707, S-221 01 Lund, Sweden; Mats Andersson, Department of Zoology, University of Lund, Helgonavägen 3, S-223 62 Lund, Sweden

Zur altersabhängigen Lerngeschwindigkeit weiblicher Laborratten

Von P. Jankov und R. Apfelbach

Aus dem Institut für Biologie III (Zoophysiologie) der Universität Tübingen

Eingang des Ms. 26. 1. 1981

Abstract

Age dependent learning speed of female laboratory rats

Studied was the learning speed of female laboratory rats between 32 and 500 days of age. The animals had to distinguish between two different visual signs. Learning speed was highest between days 52 and 58 and again between days 72 and 172 of life. In very young animals and during puberty the learning capacity was significantly decreased as was the learning speed of adult rats.

Einleitung

Untersuchungen über die Entwicklung der Lernfähigkeit höherer Vertebraten liegen für verschiedene Tierarten vor. Viele dieser Ergebnisse lassen vermuten, daß junge Tiere Aufgaben schneller erlernen als ältere Artgenossen. Allerdings scheinen die Gedächtnisleistungen und das Generalisationsvermögen adulter Tiere besser zu sein als bei Jungtieren (Harlow 1959; Feigley und Spear 1970). Die unterschiedlichen Testapparaturen und Versuchsverfahren der einzelnen Autoren erschweren jedoch einen unmittelbaren Vergleich der Ergebnisse – zumindest was die Lerngeschwindigkeit betrifft. So findet man in der Literatur über die Lerngeschwindigkeit der Ratte folgende Feststellungen: Das beste Lernalter der Ratte liegt zwischen dem 25. und 90. Lebenstag (Hubbert 1915); Abnahme des Lernvermögens nach dem 75. Lebenstag (Liu 1928); die Lernfähigkeit nimmt bis zum 30. Lebenstag zu und bleibt bis zum vollendeten zweiten Lebensjahr konstant (Munn 1950); Spitzen der Lerngeschwindigkeit lassen sich im dritten Lebensmonat nachweisen (Bättig und Grandjean 1959).

Diese an Ratten erarbeiteten Ergebnisse sind recht widersprüchlich, zumal die Begriffe Lernfähigkeit und Lerngeschwindigkeit uneinheitlich gebraucht wurden. Ziel der vorliegenden Untersuchung war es daher, die Lerngeschwindigkeit im visuellen Bereich an Laborratten verschiedener Altersstufen zu überprüfen.

Material und Methode

Als Versuchstiere dienten 31 weibliche Laborratten (Wistar), die bei Versuchsbeginn zwischen 32 und 500 Tage alt waren (Tab. 1). Die Tiere jeder Altersstufe wurden zunächst in geräumigen Sammelkäfigen gehalten; vom Zeitpunkt der Eingewöhnung in die Versuchsanlage erfolgte die Unterbringung in Einzelkäfigen.

Für die Versuche wurde eine modifizierte Zweifach-Wahl-Apparatur benützt, wie sie Schmidt (1979) für seine Untersuchungen zur visuellen Musterunterscheidung bei Ratten verwendet hatte (Abb. 1). Bei einem Versuch gelangte das Versuchstier (VT) aus dem Startkäfig (A_1) über den Warteraum (R_1) in den Wahl- oder Positionsraum (R_2). Der Wahlraum zwingt durch seitliche Einengungen das VT in eine Mittelposition vor der Entscheidungsstelle (R_3) mit den beiden zur

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4605-0284 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 284–288

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

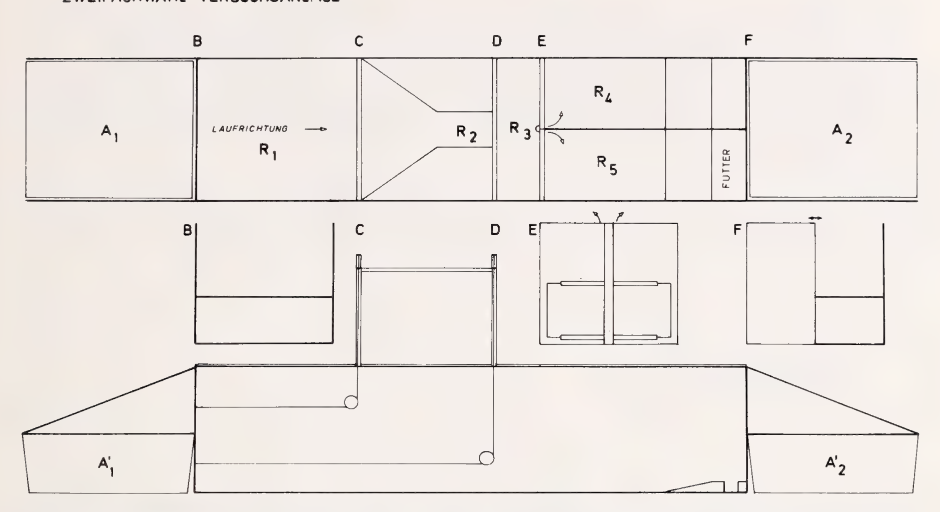


Abb. 1. Zeichnung der Versuchsapparatur. Oben: Aufsicht; Mitte: Querwände; Unten: Seitenansicht. (Weitere Erklärung im Text)

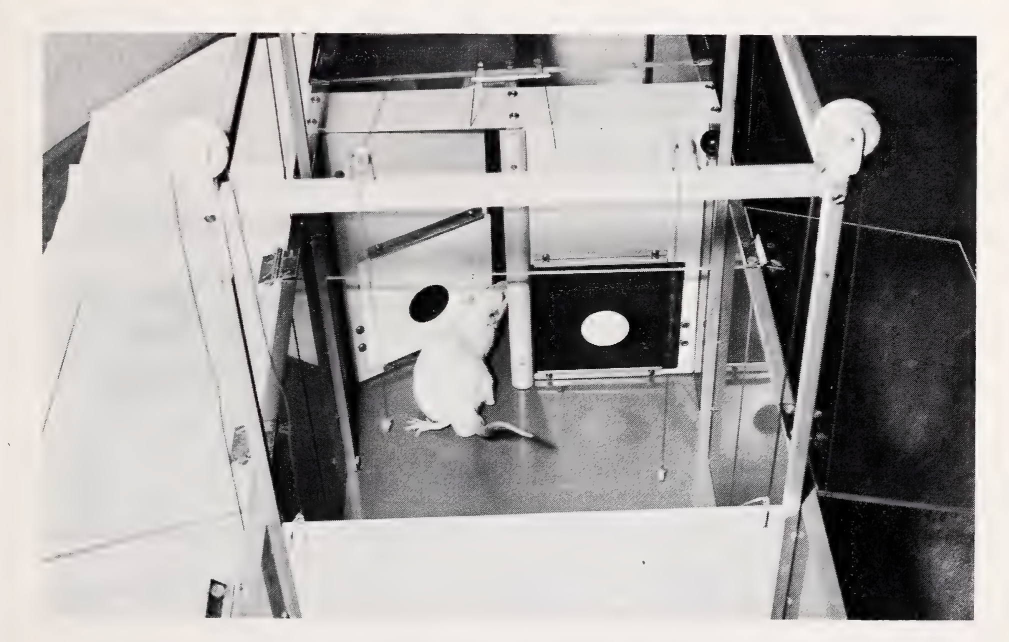


Abb. 2. Das Versuchstier öffnet eines der beiden Türchen

Auswahl stehenden Türchen (E). Jedes Türchen ist mit einem Zeichen – schwarzer bzw. weißer Kreis auf weißem bzw. schwarzem Untergrund – versehen (s. auch Maier 1932; Reetz 1958). Eine durchsichtige Schiebewand (D) in einem Abstand von 8 cm vor den Zeichen hindert das VT am unaufmerksamen Durchrennen der Anlage; zugleich stoppt sie das VT in einem optisch günstigen Abstand vor den Zeichen und zwingt es, diese zu beachten. Nach einer kurzen Wartezeit wird die Schiebewand vom Experimentator per Seilzug hochgezogen. Das VT muß nun eines der beiden Türchen öffnen (Abb. 2), um über den Gang (R_4 oder R_5) an die Belohnungsstelle (Futter) und in den Zielkäfig (A_2) zu gelangen. Bei Richtigwahl erhält das VT am Ende des entsprechenden Ganges eine

Futterbelohnung und kann sofort in den Zielkäfig springen. Falschwahlen werden nicht belohnt, als „Strafe“ bleibt der Zugang zum Zielkäfig für 5 sec versperrt. Nach einem Durchgang kann der Zielkäfig mit dem Startkäfig ausgetauscht werden, ohne daß das VT angefaßt werden muß.

Während der Eingewöhnung wurden alle VT auf Spontantendenzen überprüft. Wurde ein Zeichen bevorzugt, diente es als unbelohntes Negativzeichen; war keine Zeichenbevorzugung nachweisbar, galt der weiße Punkt auf schwarzem Untergrund als belohntes Positivzeichen. Um die Dressur einer Seitenstetigkeit bzw. eine olfaktorische Orientierung auszuschließen, erfolgte der Seitenwechsel der Dressurzeichen zufallsgemäß.

An einem Tag wurden nicht mehr als 18 Läufe pro Tier durchgeführt. Die Auswertung der Daten erfolgte nach der Sequenzanalyse (Harder et al. 1972). Als Signifikanzgrenze galt eine 95%ige Wahrscheinlichkeit bei einer 1%igen Irrtumswahrscheinlichkeit für eine Wahl im Dressursinne. Die Ergebnisse wurden mit dem nicht parametrischen Mann-Whitney U-Test überprüft.

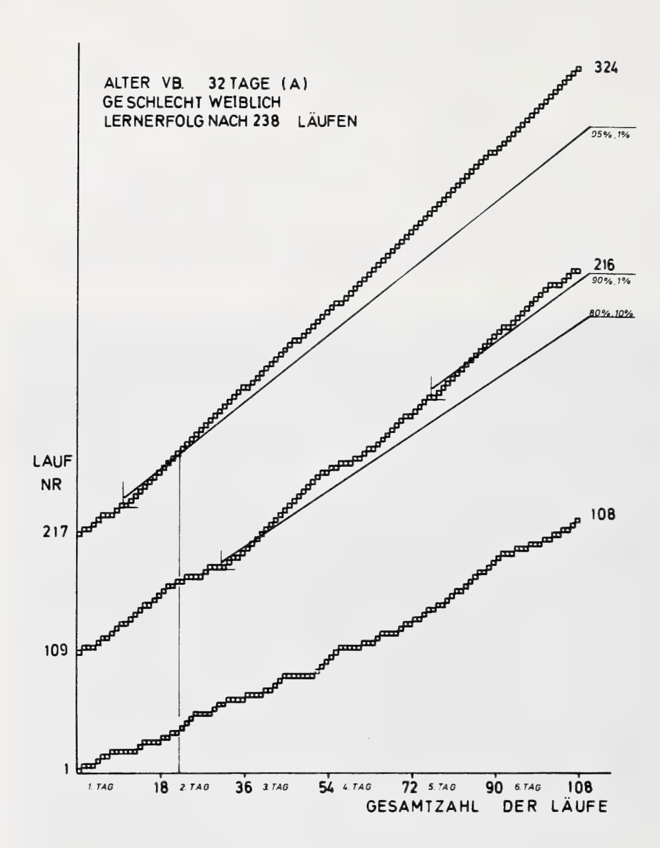


Abb. 3. Lernkurve eines zu Versuchsbeginn 32 Tage alten Weibchens. In dieser Darstellung wird bei jedem Versuchslauf ein Schritt nach rechts abgetragen, bei positiver Wahl zusätzlich ein Schritt nach oben. Pro Versuchstag werden 18 Läufe durchgeführt. In die Abbildung sind die Steigungsgeraden für die 80%ige, 90%ige und 95%ige Wahrscheinlichkeit des Lernerfolgs eingetragen

Ergebnisse

Hinsichtlich der altersabhängigen Lerngeschwindigkeit lassen sich fünf Gruppen unterscheiden (Tab. 1). In Abbildung 3 ist die Lernkurve eines Tieres der Gruppe I dargestellt. Vergleicht man die Anzahl der benötigten Läufe bis zum Lernerfolg einer Gruppe mit der Anzahl der Läufe jeder anderen Gruppe (Tab. 2), so zeigt sich, daß sich die Tiere der Gruppe II und IV in ihrer Lerngeschwindigkeit statistisch nicht unterscheiden. Diese beiden Altersgruppen sind aber nachweislich schneller im Erlernen der visuellen Unterscheidungsaufgabe als die Tiere der Gruppe I, III und V. Die statistische Überprüfung der Lerngeschwindigkeiten dieser drei Gruppen zeigt keine nachweisbaren Unterschiede.

Tabelle 1

Gruppeneinteilung und durchschnittliche Anzahl der Läufe bis zum Lernerfolg

Gruppe	Altersstufe	Alter (Tage)	Anzahl der Tiere	Durchschnittliche Anzahl der Läufe
I	1	32	4	218 ± 22
II	2	52	4	105 ± 23
III	3	65	3	184 ± 64
IV	4	72	3	116 ± 31
	5	110	4	
	6	150	4	
	7	165	2	
V	8	220	3	185 ± 54
	9	360	3	
	10	500	1	

Tabelle 2

Angabe der Wahrscheinlichkeitswerte (p = 0,05 = signifikant). Die Anzahl der benötigten Läufe bis zum Lernerfolg einer Gruppe wird mit der Anzahl der Läufe jeder anderen Gruppe verglichen

Gruppe	2	3	4	5
1	0,014	0,314	0,002	0,238
2		0,028	0,318	0,033
3			0,025	0,548
4				0,020

Diskussion

Lernpsychologische Untersuchungen an Wirbeltieren, besonders an Jungtieren, sind sowohl für verhaltensontogenetische als auch für hirnphysiologische Fragestellungen bedeutsam. Bei sehr jungen Tieren sind Lernvorgänge jedoch nur schwer zu beurteilen, da auch Prägungserscheinungen das Verhalten mitbestimmen können. So sind besipielsweise die olfaktorischen Bindungen junger Ratten an ihre Mutter (Leon und Moltz 1971) wohl eher als Prägung, denn als Lernvorgang zu deuten.

Einige detaillierte Experimente haben aber gezeigt, daß Lernprozesse bei verschiedenen Säugern und bei nestflüchtenden Vögeln schon kurz nach der Geburt bzw. dem Schlüpfen einsetzen (Rensch 1973). Altersabhängige Unterschiede in der Lerngeschwindigkeit sind offensichtlich vorhanden; die besten Lernphasen liegen bei den meisten Arten wohl in der Jugend, doch gibt es auch darüber unterschiedliche Berichte. Nach Zimmermann und Torrey (1965) ist die Lerngeschwindigkeit bei jungen Rhesusaffen geringer als bei adulten Artgenossen. Im Gegensatz dazu berichtet Munn (1950) von Ratten, daß deren Lernfähigkeit mit dem Alter zwar zunehme, bei gleichen Aufgaben junge Ratten jedoch schneller seien als ältere Tiere. Auch von Vögeln (Rettler 1960) und Fischen (Engels 1963; Kerth 1967) werden altersabhängige Unterschiede in der Lerngeschwindigkeit berichtet. Hühner und Karpfen (Engels 1963) lösen in der Jugend einfache Farb- und Formensehprobleme zum Teil schneller als adulte Tiere; schwierigere schwarz-weiß Gestaltunterscheidungen werden dagegen von älteren Tieren schneller erlernt.

In der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, daß die Lerngeschwindigkeit der Laborratte altersabhängigen Schwankungen unterliegt. Jüngere Tiere sind nicht, wie

Munn (1950) berichtet, grundsätzlich schneller als adulte Artgenossen. Nach unseren Untersuchungen befindet sich eine erste gute Lernphase zwischen dem 50. und 60. Lebenstag. Mit dem Eintritt der Geschlechtsreife, ab etwa dem 60. Lebenstag, sinkt die Lerngeschwindigkeit zunächst ab. Zwischen dem 70. und 170. Lebenstag befindet sich eine zweite, lang ausgeprägte gute Lernphase. Aussagen über altersabhängige Schwankungen der Lernkapazität oder der Gedächtnisleistungen sind mit unseren Experimenten nicht möglich.

Zusammenfassung

Durch futterbelohnte Dressur in einer visuellen Zweifach-Musterwahl-Apparatur wurde die altersabhängige Lerngeschwindigkeit der Laborratte untersucht. Für die Versuche standen 31 Weibchen zur Verfügung, die bei Versuchsbeginn zwischen 32 und 500 Tage alt waren. Gute Lernphasen wurden zwischen dem 52. und 58. und erneut zwischen dem 72. und 172. Lebenstag festgestellt. Sehr junge Tiere, pubertierende und adulte Tiere zeigten dagegen deutlich langsamere Lerngeschwindigkeiten.

Literatur

Bättig, K.; Grandjean, E. (1959): Beziehung zwischen Alter und Erlernen einer bedingten Fluchtreaktion bei der weißen Ratte. Gerontologia **3**, 266–276.
Engels, W. (1963): Das visuelle Lernvermögen von Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) verschiedener Altersstadien. Diss. Math. Nat. Fak. Münster (Westf.).
Feigley, D. A.; Spear, N. E. (1970): Effect of age and punishment condition on long term retention by the rat of active- and passive-avoidance learning. J. Com. Phys. Psychol. **73**, 515–526.
Harder, W.; Schäfer, D.; Schmidt, U. (1972): Auswertung von Dressurversuchen (Zweifachwahlen) mit der Sequenzanalyse. Zool. Jb. Physiol. **76**, 585–592.
Harlow, H. F. (1959): The development of learning in rhesus monkey. Amer. Scientist **47**, 459–479.
Hubbert, H. B. (1915): The effect of age on habit formation in the albino rat. Behaviour Monogr. **2**.
Kerth, K. (1967): Untersuchungen über die altersabhängige Lerngeschwindigkeit junger Elritzen (*Phoxinus laevis* Ag.) bei Wahlversuchen mit zwei optischen Merkmalspaaren unter Berücksichtigung der spontanen Farbtendenz. Z. Tierpsychol. **24**, 651–683.
Leon, M.; Moltz, H. (1972): The development of pheromonal bond in the albino rat. Physiol. Behav. **8**, 683–686.
Liu, S. Y. (1928): The relation of age to the learning ability of the white rat. J. Comp. Physiol. Psychol. **8**, 75–85.
Maier, N. R. F. (1932): Age and intelligence in rats. J. Comp. Psychol. **13**, 1–6.
Munn, N. L. (1950): Handbook of psychological research on the rat. Boston, New York, Chicago: Houghton Mifflin Co.
Reetz, W. (1958): Unterschiedliches visuelles Lernvermögen von Ratten und Mäusen. Z. Tierpsychol. **14**, 347–361.
Rensch, B. (1973): Gedächtnis, Begriffsbildung und Planhandlungen bei Tieren. Berlin, Hamburg: Paul Parey.
Rettler, M. (1960): Untersuchungen zur Ontogenese des Lernvermögens beim Haushuhn. Zool. Abt. Allg. Zool. **69**, 193–222.
Schmidt, U. (1979): Untersuchungen zur visuellen Musterunterscheidung bei Laborratten. Z. Säugetierkunde **44**, 201–207.
Zimmermann, R. R.; Torrey, Ch. C. (1965): Ontogeny of learning. In: Behavior of Nonhuman Primates. Vol. II, 405–447. Ed. by A. M. Schrier, H. F. Harlow, F. Stollnitz. New York, London: Academic Press.

Anschrift der Verfasser: Peter Jankov und Prof. Dr. R. Apfelbach, Institut für Biologie III, Auf der Morgenstelle 28, Universität Tübingen, D-7400 Tübingen

The oxygen consumption in growing Fat dormice, *Glis glis*

By M. Gębczyński

Mammals Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża

Receipt of Ms. 17. 4. 1980

Abstract

Studied were oxygen consumption and body weight changes of Fat dormice during the first month of postnatal life. Seventeen dormice out of 5 litters, born under laboratory conditions, were measured. The animals showed a considerable increase of the metabolism level under cold stress at the end of the second week of life. Animals raised within whole litters attain the thermoregulatory capacity earlier than single individuals. Thermoregulatory mechanisms of *Glis glis* are more slowly developed in comparison to non-hibernating rodents.

Introduction

Examination has been made on the level of metabolism in adult hibernating mammals during the periods of decreased body temperature and during normothermy. Hibernators in their wakeful state have no lesser capacity for thermogenesis than non-hibernating mammals (Kalabukhov 1960; Kayser 1961). Data on metabolic response of hibernators to the cold during their postnatal growth are related to only one species (Hissa 1968). For the Fat dormouse, indirect conclusions to the development of such capacity can be drawn. On the fourth day of pastnatal life, the body temperature of Fat dormice in the nest was on average 32.5 °C (Gębczynski 1970), and in adult dormice it was 35.5 °C (Eisentraut 1956). Also rapidly increasing resistance to moderate cooling during the first weeks of life has been observed (Gębczyński 1970).

The purpose of the present study was to measure oxygen consumption of Fat dormice during the first month of life at different temperatures. Since the young animals remain in the nest, usually closely huddled together, measurements were made on both single individuals and on whole litters, and in this way the development rate of metabolic reactions was estimated for the Fat dormouse, so making possible a comparison with the rates specific in other rodents.

Material and methods

The Fat dormouse, *Glis glis* Linnaeus, 1758, is a small rodent leading an arboreal life. Young Fat dormice (average litter size – 4.5) are born blind and naked. So far, little has been discovered of their postnatal development. It is only known that the ears are opening on days 12–13, the eyes on days 20–23 post partum. Their fur has already developed on the 16th day, and weaning takes place at the end of the 6th week (König 1960; von Vietinghoff-Riesch 1960).

Fat dormice reproduce in captivity. Thus, measurements of oxygen consumption on growing animals became possible. Seventeen individuals out of 5 litters (litter size: 2, 3, 3, 4, 5) were investigated. The litters were kept in cages together with their mothers at a room temperature of 16–18 °C. Part of the cages were padded with hay, being used by the females as nest material for the newborn offspring.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4605-0289 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 289–295

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

For single individuals, oxygen consumption was measured in a closed-circuit respirometer with 1 l chamber, for whole litters (more than 20 days of age) a chamber with 9 l capacity was used. The measurements were carried out during the time span of 30 minutes, but took only 15 minutes for single individuals within the first 10 days of postnatal life. Measurements were not preceded by fasting of the animals. They were separated from their mothers, weighed and placed in a respirometer chamber. In some cases body temperature was taken additionally before and after measurements of oxygen consumption. Heat production was calculated from the amount of oxygen consumed, with the assumption that the respiratory quotient is = 0.9 and the calorific equivalent of O_2 is = 4.924 kcal/1 l.

Results and discussion

Body weight

There are few data on the body weight of *Glis glis* during the period of postnatal development (VON VIETINGHOFF-RIESCH 1960). Systematic weighings of young at the time of measuring oxygen consumption provided information on the rate of growth in the Fat dormouse (Fig. 1). The results obtained differ slightly from the data presented by VON VIETINGHOFF-RIESCH (1960) who reported for *Glis glis* a weight of 1–2 g on the first day of

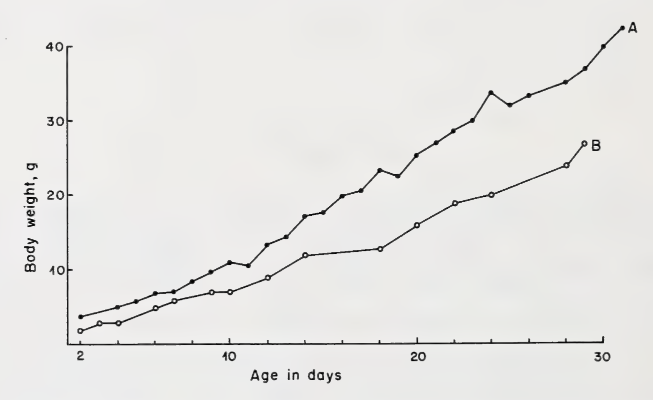


Fig. 1. Body weight changes in *Glis glis* during the first month of postnatal life. A: Author's data. Growth 2–11 days equals 0.91 g/day, 12–31 days equals 1.53 g/day; B: Data by VON VIETINGHOFF-RIESCH (1960). Growth = 2–11 days equals 0.50 g/day, 12–29 days equals 1.06 g/day

life. In our case, the body weight of newborn dormice was slightly more than 3 g, even in the litter consisting of 5 young. This litter was either born in the course of the evening or during the night, since inspection made in the afternoon did not indicate the start of parturition and when inspected in the morning of the following day (March 26), 5 young were found which weighed: 3.0, 3.2, 3.3, 3.3, 3.4 g.

The rate of body weight increase during the first postnatal month is not even, and amounts up to the 11th day on average to 0.9 g/day, but from the 12th to 31st day of life it increases to 1.5 g/day (Fig. 1). The data given by VON VIETINGHOFF-RIESCH (1960) also emphasize the uneven rate of growth in body weight, since for the same periods the respective figures are 0.5 and 1.1 g/day (Fig. 1). Differences in body weight increase may possibly be explained by the influence of the season. VON VIETINGHOFF-RIESCH measured a litter born in September, while our studies concern litters born during the period from February to May. The same author refers to the fact that, generally, Fat dormice born in autumn do not attain their full weight until spring of the following year. This may be the same phenomenon as that observed in the bank vole, a non-hibernating rodent, whose young born in autumn are physiologically younger than those born in spring and growing more slowly (FEDYK 1974).

In hibernators juvenile growth is correlated with the duration of the homeothermal periods (KIELL and MILLAR 1977), that is also depending on seasonal differences.

Oxygen consumption by single individuals

Oxygen consumption of 2–29 days old animals was measured at ambient temperatures of 20° and 26–27 °C; two additional measurements were made at 15 °C. A temperature of 26–27° is the physiological cool zone, and although in adult fat dormice the minimal heat production occurs at 29 °C (KAYSER 1939), the thermoneutral zone is undoubtedly higher in the case of young still living in the nest. The fact, that the animals were not deprived of food before the measurements also indicates that the value obtained may be higher than the basal metabolic rate (BMR). It would, however, appear that the resting metabolic rate (RMR), to some degree, represents postnatal variations in BMR. RMR rapidly rises with increasing body weight up to about 15 g, attained by Fat dormice at the age of 12–15 days. In heavier, and consequently older animals, the increase of the metabolic level (Fig. 2) is abruptly slowing down.

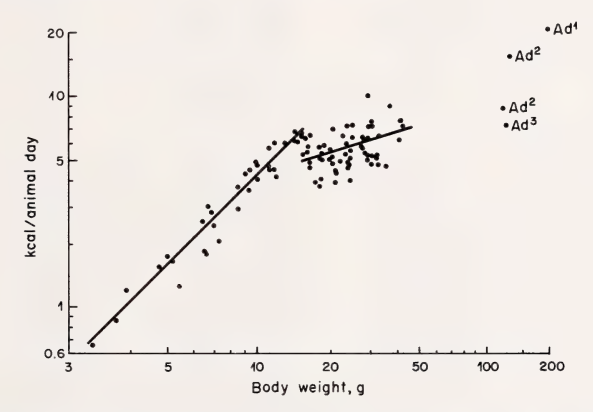


Fig. 2. Relationships between body weight and resting metabolism level at ambient temperature 26–27 °C in growing *Glis glis.* Body weight 3–15 g; $Y = -0.99 + 0.51 x$, $r = 0.96$, $n = 33$; body weight 16–42 g; $Y = 3.88 + 0.07 x$, $r = 0.39$, $n = 59$. Values for adult dormice: [1]BMR (after KAYSER 1939); [2]BMR (after KAYSER 1965); [3]RMR at 26 °C in the autumn (after GĘBCZYŃSKI et al. 1972); [4]ADMR at 30 °C in the autumn (after GĘBCZYŃSKI et al. 1972)

HISSA (1968) has drawn attention to the lack of a straight-line relation between BMR and body weight in the growing hibernator *Mesocricetus auratus.* These relations are also subject to variations in the development of nonhibernating rodents, for instance, in *Lemmus lemmus* (HISSA 1968) and in the rabbit (PIEKARZEWSKA 1977); they follow a curved line. Conversion of the results obtained in growing *Glis glis,* i.e. to metabolism/ body size ($kg^{0.75}$), as suggested by POCZOPKO (1979), revealed a rise in the level of metabolism up to the 12th day of life, followed by a decrease (Table 1).

At a temperature of 20 °C, however, Fat dormice exhibit a very low level of oxygen consumption during the first two weeks of life, and their body temperature fell according to measurements for about 3.2 °C. It is not before the animals reach the age of 15 days that the level of metabolism markedly rises, and stabilization does not take place until they are more than 3 weeks old, but even at the age of 26–30 days their thermoregulatory capacity has not yet fully developed. If we take RMR measured at 26–27 °C as a basis, then at 20° increase reaches 144 %, which means that oxygen consumption increases about 20 % per 1° decrease in ambient temperature. Similarly, the increase at 15° is 177 %, that is an index between 20° and 15 °C = 7 % : 1 °C.

Table 1

Metabolic rate of *Glis glis* during the first month of life at different ambient temperatures

The oxygen consumption measurements were taken with single individuals

Age, days	n	Body weight, g	$cc0_2$/g hr	kcal/animal day	kJ/kg $^{0.75}$ day
		Ambient temperature 15 °C			
17	2	20.9	3.45	8.52	651
29	6	35.1 ± 2.7	4.12 ± 0.45	17.09	871
		Ambient temperature 20 °C			
7	3	6.8	1.51	1.21	246
9	2	9.9	1.22	1.42	193
11	3	11.1	1.47	1.93	244
15	6	17.9 ± 1.3	2.69 ± 0.63	5.69	498
17	6	20.8 ± 1.2	3.11 ± 0.48	7.64	586
19	2	24.4	3.60	10.38	704
21	5	27.0 ± 0.9	3.34 ± 0.39	10.65	676
23	7	30.2 ± 2.1	3.86 ± 0.59	13.78	796
26	6	34.4 ± 1.0	3.62 ± 0.42	14.72	766
		Ambient temperature 26–27 °C			
2	3	3.6	2.02	0.88	361
4	4	5.1 ± 0.3	2.62 ± 0.43	1.56	426
6	6	6.7 ± 0.2	3.06 ± 0.60	2.41	502
8	6	8.7 ± 0.7	3.41 ± 0.67	3.52	520
10	8	11.0 ± 0.8	3.62 ± 0.47	4.68	593
12	8	13.9 ± 1.4	3.75 ± 0.29	6.12	643
14	12	17.2 ± 1.1	2.41 ± 0.42	4.87	437
16	10	20.0 ± 1.4	2.28 ± 0.55	5.27	416
18	10	23.4 ± 1.6	1.78 ± 0.23	4.90	343
20	9	26.1 ± 2.7	1.97 ± 0.36	6.00	391
22	10	28.8 ± 2.4	1.94 ± 0.48	6.57	395
25	4	32.7 ± 2.5	1.40 ± 0.27	5.36	289
30	6	39.9 ± 2.4	1.60 ± 0.32	7.46	347

In adult Fat dormice, the metabolic rate during spring and autumn is rising up to a peak of 10 %/1° at ambient temperature below 20°, and in autumn, between 20° and 26° it amounts to 6 %/1 °C (Gębczyński et al. 1972). Thus, although average body temperature in Fat dormice at the end of the first month of life, is the same as in adult individuals, their thermoregulatory system is, as mentioned above, still incomplete. This is manifested by considerable fluctuations in body temperature and more marked metabolic reactions to the cold. Despite the fact that Fat dormice are able, at the end of the second week of life, to achieve a considerable rise of the metabolism level under cold conditions, their thermal balance is not complete even in the fourth week of life. It must, therefore, be concluded that heat loss mechanisms develop more slowly than the mechanisms of heat production.

Oxygen consumption by litters

By huddling together in the nest, newborn dormice are more or less protected from excessive heat loss (Hull 1973), and suitable conditions ensured for rapid growth. If Fat dormice are kept singly, the rate of body temperature loss is quicker than in animals brought up in whole litters (Gębczyński 1970).

Oxygen consumption rate at 27 °C, expressed in cc/g h, increases about 80 % during the first 9 days of the animals' life, after which it decreases (Table 2). In the case of the 8 days old litter, consisting of 2 young, the metabolic rate was low despite the fact that the body

Table 2

Metabolic rate at different ambient temperatures in the litters of *Glis glis*, during the first month of animals' life

n indicates the number of oxygen consumption measurements

Age, days	n	Litter size	Litter weight, g	cc O_2/g hr	kcal/litter day	kJ/kg $^{0.75}$ day
			Ambient temperature 15 °C			
11	1	3	31.3	2.68	9.9	554
15	1	3	52.5	2.80	17.4	661
19	1	3	63.7	3.41	25.7	846
25	2	3	93.6	3.66	40.4	999
28	1	5	173.1	3.50	72.0	1124
31	2	2	88.9	3.78	39.7	1020
			Ambient temperature 20 °C			
16	2	2+3	49.9	2.40	14.1	567
19	2	2+3	64.8	2.75	21.1	683
25	1	2	62.4	2.53	18.6	610
26	1	2	66.9	2.53	20.0	636
29	2	2	74.4	2.25	19.8	580
			Ambient temperature 27 °C			
2	2	2+3	9.5	2.04	2.3	313
5	1	2	12.3	1.96	2.8	335
6	2	2+3	18.1	2.89	6.2	536
8	1	2	16.5	2.02	3.9	366
9	1	3	28.8	3.43	11.7	704
12	2	2+3	33.2	2.37	9.3	498
15	2	2+3	44.5	1.57	8.2	352
18	2	2+3	61.0	1.74	12.5	426
21	1	2	54.4	1.53	9.8	508
24	2	2	67.3	1.34	10.6	336
28	1	5	173.1	0.99	20.2	315
31	2	3	126.7	1.21	18.1	357

temperature of these two individuals was only 0.4° lower during the time of measurements than compared with Fat dormice of the same age.

At 20 °C Fat dormice, kept together, exhibit a fairly similar rate of oxygen consumption irrespective of age (16–29 days). At 15 °C, however, 11 and 15 days old litters are characterized by low metabolic level, and it is not until the age of 19–31 days is reached that this index is markedly higher (Table 2).

If the energy requirement is calculated (KJ/Kg$^{0.75}$ day) for litters of Fat dormice at the age of 24–31 days, it will be found that its increase after a drop in ambient temperature from 27° to 20° amounts to 11 %/1 °C, and between 20 and 15° amounts to 14 %/1°. By comparing these indices with those similarly calculated for single individuals, it becomes obvious that Fat dormice in litters resist the cooling effect of the environment far better than single animals. Not only do they maintain body temperature better (Gębczyński 1970), but loose less energy as well. Consequently, litters attain the capacity for homeometabolism earlier than might have concluded from measurements made on single individuals.

Hibernating versus non-hibernating rodents

Comparing the rate of body weight increase in hibernators, e.g. the golden hamster (Hissa 1968), *Spermophilus l. lateralis* (Clark and Skryja 1978) with that in non-hibernating rodents, this study on the Fat dormouse indicates a general similarity.

In both groups, the body weight increases tenfold during the first four weeks of life (see Handbook of Biological Data for non-hibernating rodents). CLARK's claim made in 1970 that hibernators grow more quickly than non-hibernating rodents, thus, appears not applicable to all species.

HISSA (1968), in tracing postnatal development of the lemming and golden hamster, found that metabolic response to cold is more slowly advancing in hibernators. At 12° the hamster does not increase its oxygen consumption until it is 17–18 days old, and at 23° when 14–16 days old, while in the lemming this occurs at the age of 10–11 and 2–3 days respectively. In the Fat dormouse, development is similar to that in the hamster, although the former attains somewhat earlier the thermoregulatory capacity. This is undoubtedly connected with the slightly higher body weight of Fat dormice at the given age than that of hamsters. Comparison of data for the two species of hibernators with informations available on non-hibernating rodents (HULL 1973) shows that the thermoregulatory capacity does not develop uniformly. Thus, in hibernators, despite their similar increase of body weight to that of homeothermic animals, the heat production mechanism works later, and development of heat loss regulation fails to appear for still a longer time, and even in adult animals it seems to be insufficient (KAYSER 1965). Therefore, it has to be concluded that the physiological functions, connected with heat production, and rather more important, heat loss, develop later in hibernators than in non-hibernating mammals of similar size.

Zusammenfassung

Altersabhängigkeit im Sauerstoffverbrauch bei jungen Siebenschläfern (Glis glis)

Der Sauerstoffverbrauch und die Zunahme des Körpergewichts im ersten Lebensmonat wurden an 17 in Gefangenschaft geborenen Siebenschläfern aus 5 Würfen untersucht. Bis zum Alter von zwei Wochen steigt der Sauerstoffverbrauch nach Kältebelastung beträchtlich. Im Gesamtwurf untersuchte Tiere erreichen die Fähigkeit zur Thermoregulation früher, als man aus Meßwerten von isoliert geprüften Tieren schließen würde. Bei *Glis glis* nimmt das Körpergewicht der Jungtiere ebenso rasch zu wie bei nichtwinterschlafenden Nagern, wogegen sich bei ihm die Fähigkeit zur Thermoregulation langsamer ausbildet.

References

CLARK, T. W. (1979): Early growth, development and behavior of the Richardson ground squirrel *(Spermophilus richardsoni elegans)*. Am. Midl. Nat. **83**, 197–205.

CLARK, T. W.; STRYJA, D. D. (1978): Postnatal development and growth of the golden-mantled ground squirrel, *Spermophilus lateralis lateralis*. J. Mammalogy **50**, 627–629.

EISENTRAUT, M. (1956): Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen. Stuttgart: G. Fischer. 1–160.

FEDYK, A. (1974): Gross body composition in postnatal development of the bank vole. II. Differentiation of seasonal generations. Acta theriol. **19**, 403–427.

GĘBCZYŃSKI, M. (1970): Development of temperature regulation in the Fat dormouse. Acta theriol. **15**, 357–360.

GĘBCZYŃSKI, M.; GÓRECKI, A.; DROŻDŻ, A. (1972): Metabolism, food assimilation and bioenergetics of three species of dormice (Gliridae). Acta theriol. **17**, 271–294.

HISSA, R. (1968): Postnatal development of thermoregulation in the Norwegian lemming and the golden hamster. Ann. Zool. Fenn. **5**, 345–383.

HULL, D. (1973): Thermoregulation in young mammals. In: Comparative physiology of thermoregulation. Ed. by G. C. WHITTOW. London, New York: Academic Press. **3**, 167–200.

KALABUKHOV, N. I. (1960): Comparative ecology of hibernating mammals. Bull. Mus. comp. Zool. **124**, 45–74.

KAYSER, Ch. (1939): Les échanges respiratoires des hibernants réveillés. Ann. physiol. physicochim. biol. **15**, 1087–1219. (Cited after KAYSER 1965).

KAYSER, Ch. (1961): The physiology of natural hibernation. New York, Oxford: Pergamon Press. 1–325.

KAYSER, Ch. (1965): Hibernation. In: Physiological mammalogy. Ed. by MAYER, W. V.; GELDER VAN, R. G., London, New York: Academic Press. Vol. 2, 179–296.

KIELL, D. J.; MILLAR, J. S. (1977): Growth of juvenile arctic ground squirrels *(Spermophilus parryi)* at McConnell River, N. W. T. Can. J. Zool. **56**, 1475–1478.

KÖNIG, C. (1960): Einflüsse von Licht und Temperatur auf den Winterschlaf des Siebenschläfers *Glis glis* (Linnaeus, 1766). Z. Morph. Ökol. Tiere **48**, 545–575.
PIEKARZEWSKA, A. B. (1977): Changes in thermogenesis and its hormonal regulators during the postnatal development of rabbits and guinea pigs. Acta theriol. **22**, 159–180.
POCZOPKO, P. (1979): Metabolic rate and body size relationships in adult and growing homeotherms. Acta theriol. **24**, 125–136.
VIETINGHOFF-RIESCH VON, A. (1960): Der Siebenschläfer (*Glis glis* L.). Stuttgart: G. Fischer Verlag. 1–196.

Author's address: Doz. Dr. MAREK GĘBCZYŃSKI, Mammals Research Institute, 17–230 Białowieża, Poland

Food and habitat of badgers (*Meles meles* L.) on Monte Baldo, northern Italy

By H. KRUUK and LIL DE KOCK

Institute of Terrestrial Ecology, Banchory, Scotland

Receipt of Ms. 19. 2. 1981

Abstract

Studied the food of European badgers *Meles meles* in northern Italy using faecal analysis, and vegetation and altitude used by badgers in different seasons. Both volume and frequency of occurrence of different foods were quantified; at all times of year, fruits, especially olives, were most important (62 % in volume), but earthworms, arthropods, gasteropods and various vertebrates were also taken. High altitude regions were used only in summer, probably to exploit earthworm populations; the low-lying olive zone was used at any time. The distribution of these resources was likely to determine the badgers' range sizes.

Introduction

This paper describes the food of badgers (*Meles meles* L.), as determined by faecal analysis, in a study area on the slopes of Monte Baldo, northern Italy; it also describes seasonal fluctuations in food and food availability, seasonal foraging at different altitudes, and the boundaries of badger territories.

The Monte Baldo area is biologically important because of its rich flora and fauna, and this badger study was prompted by the threat of road construction which would separate the lower slopes from the higher ones. This might affect the badgers which are numerous in the area. In addition, knowledge of the badgers' feeding ecology here is important for a comparison with studies in north-western Europe, where the species is usually a specialist feeder on earthworms (*Lumbricus* spp.; ANDERSEN 1955; SKOOG 1970; BRADBURY 1974; WIERTZ 1976; KRUUK 1978a; KRUUK and PARISH in press a) which are relatively uncommon in the Monte Baldo area. Earlier studies have discussed the relationship between the local distribution of the badgers' main food and their spatial organisation (KRUUK 1978a; KRUUK and PARISH in press b), and the Monte Baldo study area offered a chance to look at this relationship in a very different environment.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4605-0295 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 295–301

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Study area

The slopes of Monte Baldo extend from the level of Lago di Garda, at 60 metres above sea level, up to 2,200 m. The study area is located on the lower slopes (fig. 1), as signs of badger activity were only rarely found higher up. The zoning of vegetation in the study area is characteristic for the entire western slope of Monte Baldo (Wolfsberger 1971). The lower part of the olive zone has a dense human habitation and several roads; olive *(Olea europea)* groves have a ground cover of grass, used mostly for hay, and near the houses and scattered ruins are cultivated cherries *(Prunus avium)*, figs *(Ficus carica)*, grapes *(Vitis vinifera)*, apples *(Malus domestica)*, plums *(Prunus domestica)*, medlar *(Mespilus germanica)* and other fruit trees. The olive groves are several thousand years old.

The macchia consists of dense shrubby woodland, dominated by hop hornbeam *(Ostrya carpinifolia)*, sessile oak *(Quercus petraea)*, manna ash *(Fraxinus ornus)* and cornelian cherry *(Cornus mas)*; there are few houses or ruins, some of which have cherry trees. In the beech zone the most common trees are beech *(Fagus sylvaticus)*, juniper *(Juniperus communis)*, spruce *(Picea abies)* and cherry, and there are patches of grassland which are grazed in summer. In the alpine grazing area the most common shrubs and trees are mountain pine *(Pinus mugo)* and alpine roses *(Rhododendron* spp.). In these zones, and also between them, there are areas dominated by hazel *(Corylus avellana)*, a pine plantation *(Pinus nigra)* and grassy groves of sweet chestnut trees *(Castanea sativa)*.

Average precipitation is heaviest in May and October, and varies between about 100 cm at lake level to 120 cm in the highest part of the study area (Turri 1971). The area above approximately 1000 m is mostly covered in snow from November to April, but snowfall is rare at lake level.

Methods

Between October 1979 and October 1980, 223 badger faeces were collected from the characteristic badger "latrines" in all parts of the study area. They were stored in polythene bags and preserved with kitchen salt then analysed in the laboratory as described by Kruuk and Parish (in press a). In summary, each sample was washed through a 1.3 mm mesh sieve, and the sediment in the rinsing water was inspected under the microscope for the presence of earthworm chaetae. The washed sample

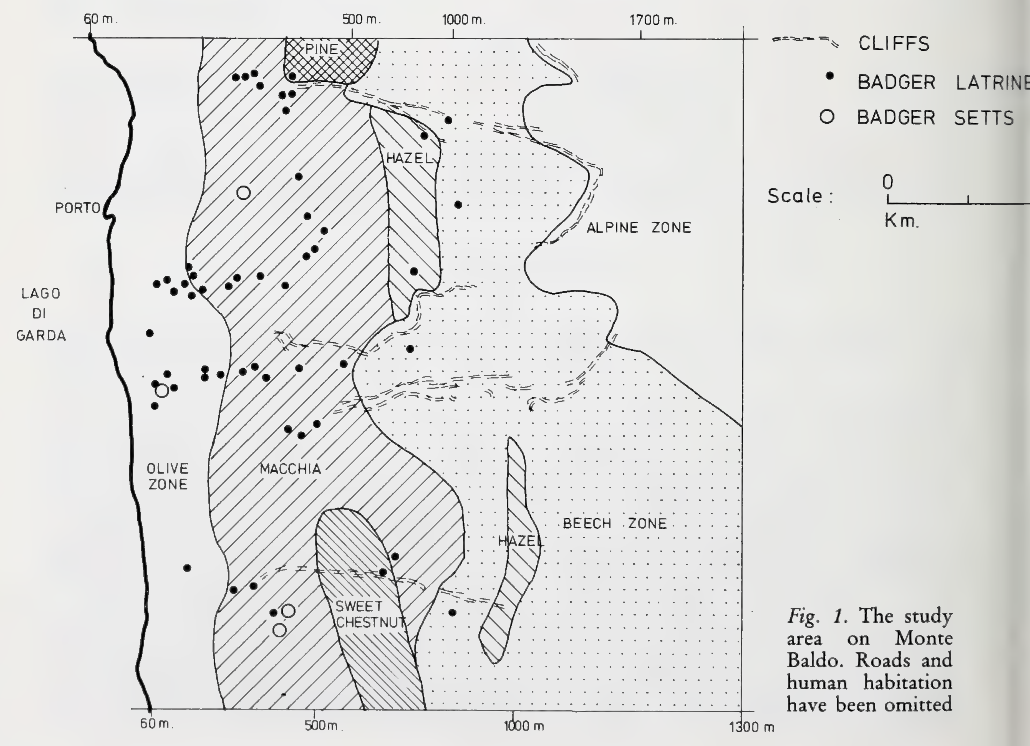


Fig. 1. The study area on Monte Baldo. Roads and human habitation have been omitted

was examined in a large white dish and the total numbers of each kind of prey or fruit were counted or estimated. Earthworm numbers were assessed from the number of gizzard rings (Bradbury 1977) or from the correlation between chaetae and gizzard rings in each dropping (Kruuk and Parish, in press a). All other items were identified by comparisons with reference material.

An attempt was made to reconstruct what the badger had eaten, using the numbers and relative size of items found in the faeces. The relative bulk of each prey or fruit in the food intake of the badger was estimated by multiplying the number of remains found in the faecal sample by the estimated bulk of each item when eaten. For example, a medium sized beetle, an earthworm and an olive were estimated to have the same bulk when eaten, although the quantity of their remains in the faeces was very different.

The estimated relative volume of each kind of food ingested was scored for each sample on a seven point scale as absent, ≤ 5 %, 6–25 %, 26–50 %, 51–75 %, 76–95 %, ≥ 96 %. In the final evaluation of ingested volume the mean values of these categories were used.

The location of badger latrines and setts was mapped during intensive searches throughout the year, and notes were made of the use of latrines and other badger activities in different seasons. Notes were also made of the time of ripening of various fruits at different altitudes.

Results

Food

Figure 2 shows the frequency of occurrence and relative volume of food categories in the combined samples over the whole year. The figure shows the estimated relative volume of each food in the badger's food-intake for whenever it occurred in the faeces (Y), against the percentage of faeces in which the food occurred (X); therefore $\frac{X \times Y}{100}$ equals the percentage volume of each food in the overall diet, and points with equal X x Y values are connected by a set of hyperboles. In fig. 2 the point representing fruits is well beyond the 50 % volume line (estimated overall volume in the food 62 %), showing that fruit occurred in almost 90 % of the faeces (X), and when it did occur it occupied an estimated 70 % of

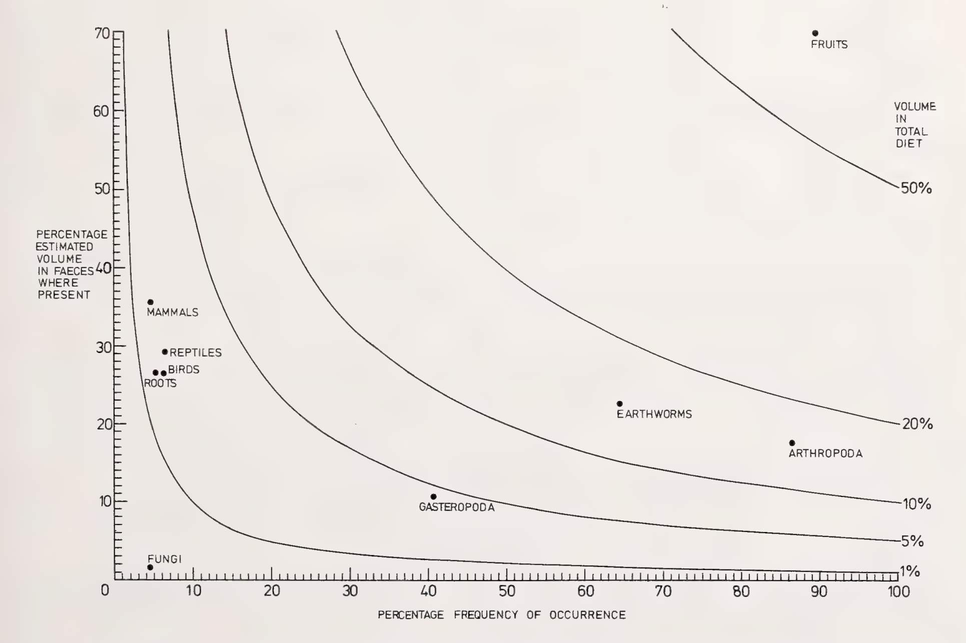


Fig. 2. Estimated volume of food category whenever it was eaten, versus the frequency of occurrence in all faeces. Hyperboles connect points of equal relative volume in the overall diet of the badger

ingested food volume (Y). Earthworms (Lumbricidae) and arthropods were of equal overall importance (14 % and 15 % respectively), but far less so than fruits; all other foods were rather insignificant either because they were taken in small quantities (Gasteropoda) or infrequently (mammals, reptiles, birds and roots) or both (fungi).

Fig. 3 shows the frequency of occurrence of each of these food categories for different months. Fruit was found in the faeces of all months and very frequently, and so were arthropods; earthworms were less common in the second half of the year, whilst gasteropods and reptiles occurred most commonly in the summer months, and the other foods showed little seasonal differentiation. Thus, the three food categories which were of greatest overall importance (fig. 2) were eaten throughout the year.

It is worthwhile to break down some of the food categories into various food species. Analysis of the seasonal occurrence of different fruits, for instance, shows that only olives were present in all months (fig. 4), especially in the first half of the year with a second peak in September; the relative scarcity of olives in mid-summer and the end of the year is compensated by cherries and figs, respectively. The mean number of olive stones, per dropping in which olives were present, was 11.8 ± 13.0; for cherries this was 23.2 ± 19.9, but the number of figs could not be estimated. It happened fairly frequently that in a

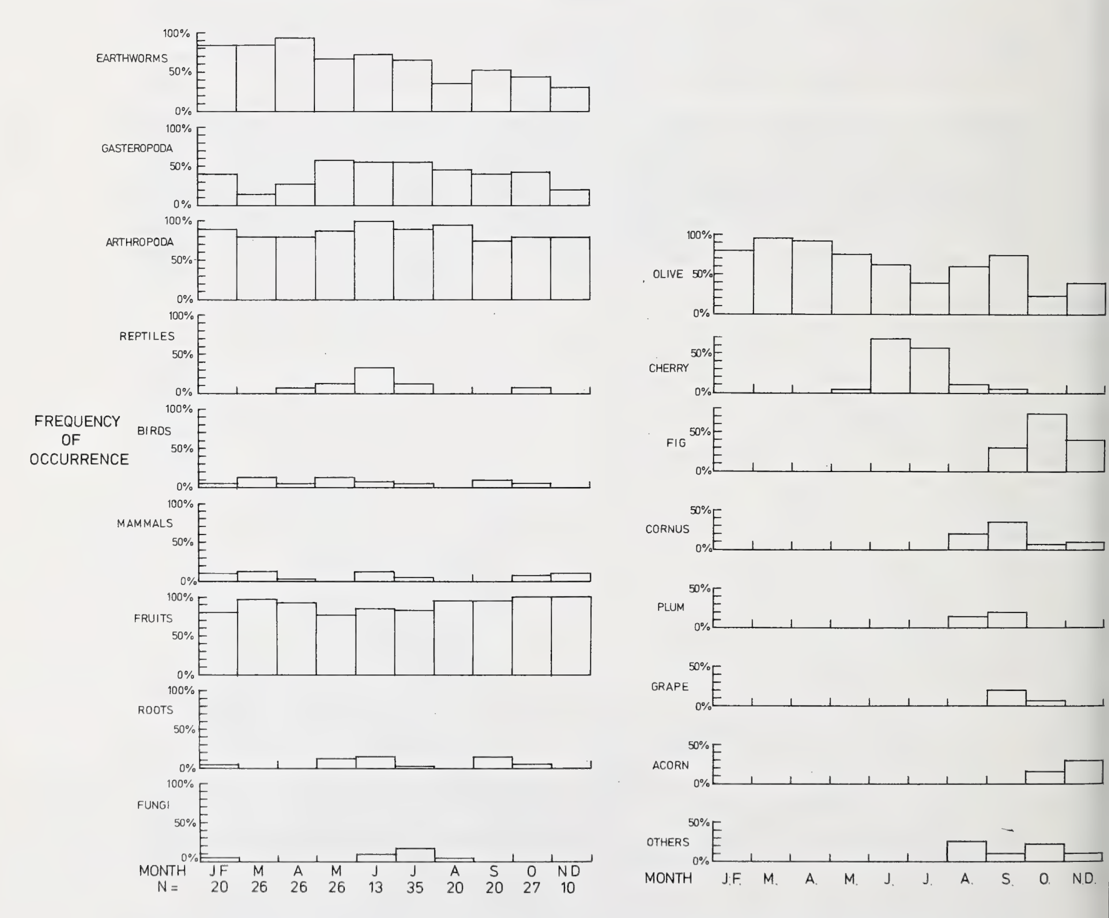


Fig. 3 (left). Percentage occurrence in badger faeces of various categories of food, in different months. *Fig. 4 (right).* Percentage occurrence in badger faeces of various fruits, in different months

sample olive remains were found without the stones; perhaps not all olive stones were ingested.

Lumbricidae could not be further identified. Amongst the arthropods we recognised caterpillars (Lepidoptera, in 17 % of the samples), other larvae (in 11 %), beetles, cockroaches and crickets (Coleoptera, Blatteroidea, Orthoptera in 78 %), centipedes (Scolopendridae, in 15 %) and others (in 5 %). Of these, beetles etc. occurred at all times but less in mid-winter, centipedes were eaten almost only in winter, and others were rather non-seasonal.

Of the gastropods, slugs occurred in 19 % and snails in 33 % of the faeces, with no clear seasonal pattern. Reptiles were probably all lizards (Lacertilia), and mammals were mostly small rodents, insectivores and one lagomorph. Bird remains included several eggs, feathers were mostly of blackbird *(Turdus merula)*, one owl (probably the long-eared owl *Asio otus* and its egg) and poultry. "Roots" were one or more species of bulb, and "fungi" included only subterranean species.

At least some of the seasonal variation in the badger food was associated with food availability. Olives fell off the trees especially from January to March, but even as early as November and until May, and they decomposed very slowly so could be found at any time of year. The first cherries were ripe in early June at the lower end of the study area and in late July at the higher altitudes. All other fruits important to the badger ripened in August–October.

In the study area earthworms occur in high density only in some small patches in the beech zone and the alpine grazing zone, where with "formalin-sampling" (Raw 1959; Satchell 1967; Brown in press), we found as many as 19 and 10 earthworms larger than 8 cm in two $^{1}/_{4}$ m^2 plots (and 32 and 12 smaller ones). None was found in four other plots in the alpine grazing area, and in eight plots in the olive groves and the macchia only an

Table 1

Use of badger latrines at different altitudes

Percentage of latrines in use	Altitude: Below 400 m	Altitude: 400–800 m	Altitude: Above 800 m
May–October	60 (n = 33)	89 (n = 43)	82 (n = 17)
November–April	87 (n = 61)	58 (n = 38)	0 (n = 30)

$X^2 = 33.0$; df = 2; $p < 0.001$

Table 2

The presence of earthworm remains in badger faeces from different altitudes, May to October

Percent of samples	Earthworms: Present, volume over 25 %	Earthworms: Present, volume less than 25 %	Earthworms: Absent	Total
Altitude				
Above 800 m	43 %	39 %	17 %	99 % (n = 23)
Below 800 m	12 %	38 %	50 %	100 % (n = 118)

$X^2 = 16.0$; df = 2; $p < 0.001$

occasional small earthworm was encountered. Badgers will probably meet occasional earthworms in the leaf-litter at all times of the year except in the hot and dry summer months, but at that time they have access to the "worm-patches" in the alpine grazing areas which in winter are covered in snow. The badger latrines above 800 m (mostly at 1000–1100 m) were used exclusively in summer (table 1), and the faeces from those latrines contained significantly more earthworm remains than those from lower down in the same period (table 2). It was interesting, however, that 22 % of the high-altitude faeces also contained olive-remains, suggesting that at times badgers were foraging at least 800 m lower down and then came up again.

Distribution of latrines and setts

In fig. 1, the location of latrines has been indicated. Obviously we only found a proportion of them, but there appeared to be trends in the distribution of these latrines. It has been shown elsewhere that badger latrines are located especially on territorial boundaries (Kruuk 1978b), and although it has not been possible to confirm this at Monte Baldo, the location of latrines together with the course of high cliffs, suggested that these boundaries ran in the direction of the slope; in other words, badgers had access to high as well as low ground within the confines of their ranges. Only few of the badger setts were found, because of the dense undergrowth and many large boulders; the approximate location of others, not shown in fig. 1, could sometimes be guessed from the direction of badger paths and indications by local farmers. In general, the distribution of these setts and of the latrines suggests a spatial organisation similar to that of badgers elsewhere (Kruuk 1978b; Kruuk and Parish in press b), but more information is needed.

Discussion

Our data suggest that on Monte Baldo, as in north-western Europe, badgers are food specialists; in NW Europe they specialise in earthworms (*Lumbricus* spp., Kruuk and Parish in press a), here in fruits, especially olives. Olives are unusual fruits in that they are available throughout the year, and they have a high fat content; it is likely that these characteristics make them a reliable staple food for the badger. The data from the faecal analysis also show the dependence of badgers on agriculture; this, too, has a parallel in NW Europe. Badgers are relatively common in the Monte Baldo region, and this may well be largely due to their utilisation of olives, which have been grown there for many centuries and in large quantities. At the same time earthworms have some importance in the diet, especially in summer when the higher altitudes can be exploited; it is likely that the vertical extent of the badgers' ranges is dependent, at least in some measure, on access to the earthworm sites and to late-ripening cherries, as well as to the low-lying olive groves. This is consistent with the suggestion that the size of badger ranges elsewhere is determined by the distribution of food resources (Kruuk and Parish in press b). For conservation management of badger populations on Monte Baldo, the dependence of badgers on high as well as on low ground is an important feature; separation, for instance by a large main road, would probably be highly disruptive.

Acknowledgements

We are grateful to Drs. D. Jenkins and M. P. Harris for helpful comments on the manuscript.

Zusammenfassung

Nahrung und Habitat vom Dachs (Meles meles L.) am Monte Baldo, Norditalien

In einer Gebirgsregion Norditaliens wurden an Kotproben von Dachsen *(Meles meles)* Untersuchungen durchgeführt. Quantitative Analysen haben ergeben, daß im Jahresablauf Früchte zu allen Zeiten eine besonders große Rolle spielen, vor allem Oliven. Zusätzlich konnten Regenwürmer, Arthropoden, Gastropoden und verschiedene kleinere Vertebraten nachgewiesen werden. Ferner deutet die Verteilung der Gruppenkotplätze darauf hin, daß sich die Wohngebiete der Dachse von 80 m bis über 1000 m Höhe erstrecken. Diese große Ausdehnung mag an das zonale Vorkommen der Nahrung gebunden sein. Höher gelegene Gebirgsregionen werden nur im Sommer, die tiefer gelegenen Olivenhaine werden hingegen ständig aufgesucht.

References

Andersen, J. (1955): The food of the Danish badger *(Meles meles danica)* with special reference to the summer months. Dan. Rev. Game Biol. **3**, 1–75.

Bradbury, K. (1974): The badgers' diet. In: Badgers of Yorkshire and Humberside. Ed. by R. J. Paget and A. L. V. Middleton. York: Ebor Press. 113–125.

— (1977): Identification of earthworms in mammalian scats. J. Zool. Lond. **183**, 554–555.

Brown, C. A. J. (in press): Prey abundance of the European badger, *Meles meles* L., in North-East Scotland. Mammalia.

Kruuk, H. (1978a): Foraging and spatial organisation of the European badger, *Meles meles* L. Behav. Ecol. Sociobiol. **4**, 75–89.

— (1978b): Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles.* J. Zool. Lond. **184**, 1–19.

Kruuk, H.; Parish, T. (in press a): Feeding specialisation of the European badger *Meles meles* in Scotland. J. Anim. Ecol.

— (in press b): Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles* L. J. Zool. Lond.

Raw, F. (1959): Estimating earthworm populations by using formalin. Nature **184**, 1661–1662.

Satchell J. E. (1967): Lumbricidae. In: Soil biology. Ed. by A. Burgess and F. Raw. London and New York: Academic Press. 259–322.

Skoog, P. (1970): The food of the Swedish badger, *Meles meles* L. Viltrevy **7**, 1–120.

Turri, E. (1971): Il Monte Baldo. Verona: Edizione Corev.

Wiertz J. (1976): De voedsel ecologie van de das (*Meles meles* L.) in Nederland. Rijks Instituut voor Natuurbeheer Report, 79/9, Leersum, The Netherlands.

Wolfsberger, J. (1971): Die Macrolepidopteren-Fauna des Monte Baldo in Oberitalien. Museo Civico de Soria Naturale, Verona.

Authors' addresses: Dr. Hans Kruuk, Institute of Terrestrial Ecology, Banchory, AB3 4BY, Scotland; Dr. Lil de Kock, Brenzone/Boccino (V.R.), I-37010

Die Bedeutung des Schnüffelns für das Riechen des Hundes

Von W. Neuhaus

Eingang des Ms. 3. 2. 1981

Abstract

The importance of sniffing for the olfaction of the dog

Sniffing of dogs consists of a series of six to twenty shorts puffs of inspiration followed by one exspiration. During a single puff of inspiration no whirles are formed in the space between the Ethmoidalia because the Reynold's number for turbulent flow under the given conditions remains below the critical value.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4605-0301 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 301–310

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Due to the considerable negative pressure behind of the Maxillo- and Nasoturbinale during the inspiration air is drawn from the spaces between the Ethmoidalia and from the Frontalsinus. This volumen is greater than the Interethmoidal space as can be demonstrated by calculation. At the end of the inspiration puff scented air flows back into these spaces, so that even the parts of the olfactory epithelium located in the frontal sinus and remote from the breathing flow is stimulated. During a single sniffing puff diffusion is of additional importance.

During normal breathing the pressure difference between inspiration and exspiration in the rear space of the nose is too low to transport odour molecules to the remote part of the olfactory mucosa. However, molecules diffuse effective into the frontal sinus if high odour concentrations and a minimal inspiration time of 2 sec are maintained.

Das Schnüffeln ist bei den auf Nasenarbeit gezüchteten Hunderassen besonders auffällig, kommt aber ebenso bei anderen Hunden und Hundeartigen sowie weiteren Säugetieren vor. Die Inspiration wird hierbei in eine Serie von kurzen Stößen zerlegt, die durch kurze Pausen mit angehaltenem Atem unterbrochen sind, worauf eine kontinuierliche Exspiration folgt.

In der Literatur (Negus 1958 u. a.) wird dem Schnüffeln allgemein die Bedeutung zugesprochen, die Riechperzeption zu erleichtern und zu verbessern ohne klare, gesicherte Angaben über die Art und Weise, wie dies möglich ist. So wird z. B. von Luftwirbeln in den Ethomoidalräumen und der Akkumulation der Einzelreize im Sinne einer Verstärkung gesprochen.

Im folgenden soll die Effektivität des Schnüffelns für die Riechperzeption des Hundes quantitativ untersucht werden. Hierfür sind Hinweise auf die anatomischen Verhältnisse der Luftwege in der Hundenase Voraussetzung.

Anatomische Vorbemerkungen

Beim gesunden Hund ist der Nasenspiegel, jener haarlose Teil der äußeren Nase, meist feucht, obwohl hier keinerlei Drüsen entwickelt sind, die diese ständig verdampfende wässrige Flüssigkeit nachliefern könnten. Ein Mosaik von feinen Furchen macht die Oberfläche rauh. Subepithelial dehnt sich ein reiches Nervengeflecht aus.

Die Nasenflügel können durch Muskeln bewegt werden, wodurch die Weite der

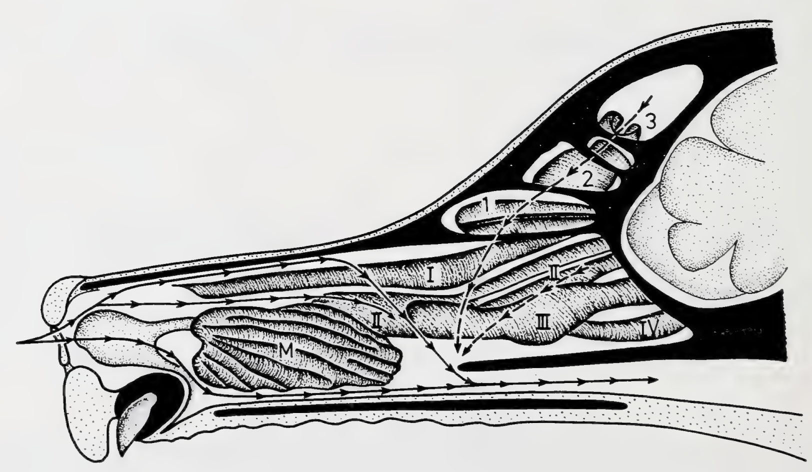


Abb. 1. Anatomie der Hundenase. 1, 2, 3 = Ectoturbinalia; I II III IV = Endoturbinalia; M = Maxilloturbinale; ⟶ = Strom der Inspirationluft; Unterdruck hinter M; – – → = Luftstrom aus dem Frontalsinus und den Ethmoidalräumen; Druckausgleich

Nasenlöcher verändert werden kann. Beim aufmerksamen Riechen sind die Nasenlöcher eines Hundes weit. Jedes Nasenloch führt nach hinten in den Vorraum, das Vestibulum (Abb. 1). Der Bulbus der *Plica alaris*, einer vom Maxilloturbinale ausgehenden Falte, verengt den Raum. Beim Einatmen wird hierdurch der Luftstrom vom oberen Teil des Nasenloches medioventral abgelenkt. Das Vestibulum ist mit einfachem Epithel ausgekleidet, in das seröse Drüsen münden. Auch der *Ductus nasolacrimalis* und der Ausführgang der *Glandula nasalis lateralis* führen in das Vestibulum. Die wässrigen Sekrete geraten nach außen, wo sie durch die in den feinen Furchen wirkenden kapillaren Kräfte über den ganzen Nasenspiegel verteilt werden.

Hinter dem Vestibulum werden die Luftwege eng infolge der Ausbreitung des Maxilloturbinale und des Nasoturbinale. Die vielfach verzweigten Muscheln des Maxilloturbinale füllen den mittleren Nasenraum, die mit Flimmerepithel bedeckte pars respiratoria, fast ganz aus. Sie erstrecken sich längs, so daß zwischen ihnen enge Wege für die Atemluft bleiben. Die lange Falte des Nasoturbinale liegt dorsal unterhalb des Nasale und erstreckt sich längs von der *Lamina cribrosa* bis in den Vestibularraum.

Man unterscheidet vier Luftpassagen im respiratorischen Teil. Der enge *Meatus nasi dorsalis* liegt zwischen dem Nasoturbinale und dem Nasale. Lateral ist er durch die Leiste des Maxillare begrenzt, an welcher das Maxilloturbinale entspringt. Der *Meatus medialis* zwischen Nasoturbinale und Maxilloturbinale ist in der Mitte nur etwa 1 mm hoch, vorne jedoch weiter. Hinten teilt er sich im Bereich der Ethmoturbinalia in mehrere Abschnitte. Der *Meatus ventralis* zwischen Palatinum und Maxilloturbinale ist vorne eng, dehnt sich nach hinten aber auf etwa 1 cm Weite aus. Hier geht er in den *Ductus nasopharyngicus* über. Der *Meatus communis* verläuft als enge Spalte, die an das Septum nasi angrenzt und mit den drei anderen Gängen lateral verbunden ist.

Der hintere Nasenraum wird von den Muscheln der Ethmoturbinalia ausgefüllt, zwischen denen nur enge Spalträume von etwa 0.3–0.5 mm Höhe bleiben. Die Windungen der Muscheln sind so angeordnet, daß die Luftwege sich im wesentlichen längs erstreckten. In die Stirnhöhle reichen Abschnitte der Ectoturbinalia 1–3, die wie die anderen Muscheln Riechepithel besitzen. Die Windungen sind hier so angeordnet, daß ein freier Luftweg bis in den daran anschließenden Hauptteil der Stirnhöhle führt, der nicht durch Einlagerungen eingeengt ist. Bei den meisten Hunden ist der paarige *Sinus frontalis* nicht durch eine Wand getrennt, sondern beide Teile stehen in weit offener Verbindung.

Während die Übersicht über die topographischen Verhältnisse in der Hauptsache aus

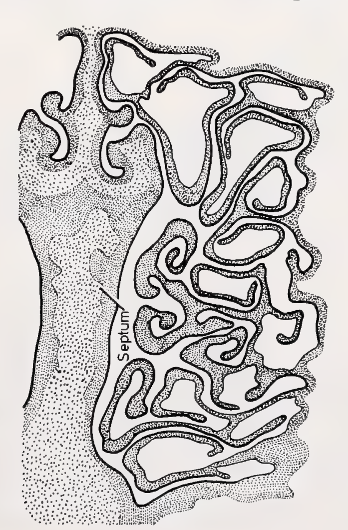


Abb. 2. Querschnitt durch die Regio olfactoria einer Hundenase. Riechepithel dick ausgezogen; 1–5 = Ectoturbinalia; I–IV = Endoturbinalia (nach A. Müller 1955)

der Literatur entnommen werden konnte, waren die genauen Dimensionen viel schwieriger zu gewinnen. Aus Messungen am Präparat eines Hundekopfes und aus verschiedenen anatomischen Darstellungen (Ellenberger und Baum 1943; M. E. Miller 1964; A. Müller 1955; V. Negus 1958, 1965) erhielt ich für ein Individuum von der Größe eines Deutschen Schäferhundes folgende Werte:

Der *Sinus frontalis* einer Kopfhälfte hat einen freien Luftraum von etwa 8 cm^3 bei einer Länge von etwa 3,7 cm, einer Höhe von 2,0 cm und einer lateralen Tiefe von 2,2 cm. Das Volumen ergab sich am genauesten durch Ausfüllen des Raumes mit einer gemessenen Menge Wasser.

Die nach vorn anschließenden Ethmoidalräume sind so eng, daß sie allein mikroskopisch am Querschnitt und an Hand einer Abbildung der gleichen Region (A. Müller 1955 Abb. 2), errechnet werden konnten. Ich erhielt eine Luftraumfläche von 0,123 cm^2. An einigen Stellen, tief im Innern der Muscheln, ist kein Riechepithel ausgebildet. Hier ist die Ableitung von Sekret vermutlich verzögert, so daß im Leben der Raum noch enger sein dürfte. Die Strecke bis zum Beginn des *Ductus nasopharyngicus* beträgt etwa 2,7–3 cm, woraus sich das Volumen dieses Teiles der Ethmoidalräume zu 0.33–0.37 cm^3 ergibt.

Luftdruck und Luftbewegungen in der Hundenase

Der feuchte Nasenspiegel ist ein Hilfsorgan für das Wittern des Hundes. Mit hoher Nase richtet er hierbei den Kopf gegen den Wind, wobei er die Windrichtung mit Hilfe der Temperaturrezeptoren feststellt. Gegen den Wind ist der Kühleffekt durch Verdampfung der wässrigen Sekrete am größten. Steht er dabei in einer Duftfahne, dem Strom dufthaltiger Luft, der von einer Duftquelle, z. B. einem Stück Wild, ausgeht, so wird der Geruch optimal zur Nase geführt.

Bei einer gewöhnlichen Inspiration durch die Nase berührt der Atemstrom den größten Teil der Ethmoidalräume nicht, weil sie hinter dem Eingang in den *Ductus nasopharyngicus* liegen. Da sie sehr eng sind, können sich, entgegen einer wiederholt vertretenen Auffassung, keine Luftwirbel ausbilden, welche die Luft in den abseits liegenden Bezirken, z. B. in der Stirnhöhle, austauschen und dabei Duftmoleküle zu den dort liegenden Riechrezeptoren transportieren könnten. Das ergibt sich aus der Berechnung der Reynold'schen Kennzahl, die unter dem kritischen Wert 2000 für Strömungsturbulenz, d. h. Wirbelbildung, bleibt.

$$R = \frac{\varrho \cdot v \cdot D}{\eta}$$

R: Reynold'sche Zahl
ϱ: Dichte der Luft (100 % feucht, 35°C) = $1{,}146 \cdot 10^{-3}$
v: Geschwindigkeit der Luft vor dem *Ductus nasopharyngicus* etwa 2,5 m/sec
D: Lineare Größe, z. B. 2 r für kreisförmige Querschnitte; Weite vor *Ductus pharyngicus* etwa 1 cm
η: Viskosität der Luft = $1{,}81 \cdot 10^{-4}$

$$R = \frac{1{,}146 \cdot 10^{-3}}{1{,}81 \cdot 10^{-4}}\ 250 \cdot 1 = 1575 < 2000$$

Der Inspirationsstrom wird hinter dem Vestibulum in den engen Durchlässen im Gebiet von Maxillo- und Nasoturbinale gebremst, wodurch in den anschließenden Abschnitten der Nase ein Unterdruck entsteht, der nicht nur am Eingang des *Ductus nasopharyngicus* sondern auch in den Ethmoidalräumen und im Frontalsinus sich auswirkt. Bei ruhiger Atmung ist der Stau schwächer als bei Atemstößen, wie sie für das Schnüffeln charakteristisch sind. Bei dieser speziellen Nasenventilation wird nach Registrierungen von K.

Zuschneid (1973) Luft in kurzen Stößen bis sechsmal in einer Sekunde eingeatmet. Eine Schnüffelperiode besteht aus etwa 6–20 Stößen, denen eine entsprechend intensive Exspiration folgt. Der einzelne Schnüffelstoß dauert demnach mindestens 0,17 sec, wovon etwa 0,12 sec auf die Inspiration und 0,05–0,06 sec auf die Pause entfallen. In der Pause wird die Luft angehalten (Abb. 3). Das Ausmaß des entstehenden Unterdruckes und die dadurch hervorgerufenen Luftbewegungen können am schnüffelnden Hund nicht genau bestimmt werden. Sie lassen sich jedoch indirekt einigermaßen sicher durch Berechnung ermitteln.

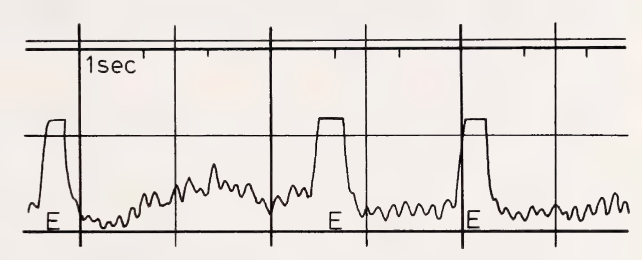


Abb. 3. Schnüffelserie eines Jagdhundes. Luftdruckänderungen im Vestibulum der Nase; E = Exspiration (nach K. Zuschneid 1973)

Beim Menschen maß ich beim kräftigen Einatmen durch die Nase in der Mundhöhle einen Unterdruck von etwa 23 Torr und bei einem Schnüffelstoß etwa 38 Torr. Im Hinblick auf die viel stärker ausgeprägte Staubarierre kann man beim Hund den Unterdruck bei einem Schnüffelstoß auf mindestens 35–45 Torr schätzen. Negus (1965) fand bei gewöhnlicher Atmung den Unterdruck beim Hund etwa dreimal größer als beim Menschen.

Aus den Ethmoidalräumen und dem Frontalsinus wird durch den Unterdruck mit ziemlicher Geschwindigkeit Luft abgezogen. Dies ist nicht direkt bestimmbar. In einer Glaskapillare von 0,4 mm Innendurchmesser, entsprechend der Höhe der Ethmoidalräume, und einer Länge von 5 cm ergab sich bei einem Druck von 23 Torr eine Geschwindigkeit von 9,07 m/sec. Da die Ethmoidalräume bei einer Länge von etwa 3 cm bis zum Frontalsinus und einer Höhe von 0,03 cm viel breiter im Vergleich zur Kapillare sind, jedoch eine weniger glatte Oberfläche aus Mucus mit Flimmerepithel aufweisen, kann man die dort bei einem Druck von 38 Torr auftretende Geschwindigkeit auf mindestens 10 m/sec schätzen. Die Luft strömt aus dem Reservoir des Frontalsinus, der ja zunächst unter dem normalen Außendruck steht, zum Eingang des Ductus nasopharyngicus (Abb. 4).



Abb. 4. Schema der Luftwege in der Hundenase. ⟶ = Luftströme bei Inspiration

Verlauf und Funktion des Schnüffelns

Einen einzelnen Schnüffelstoß kann man in 4 Phasen aufteilen. In Phase 1 erzeugt die Erweiterung der Lunge durch die Atemmuskeln den erwähnten Unterdruck. Die zeitliche Entwicklung des Unterdruckes hängt allein von der Schnelligkeit der Atemmuskeln ab, da er sich praktisch ohne Verzögerung bis in die hintere Nase ausbreitet. Wirksame Staubarrieren gibt es auf diesem Wege nicht. Beim Menschen ermittelte ich bei einem Schnüffelstoß das Maximum des Unterdrucks nach 0,025 sec (Abb. 5). Beim Hund darf man die gleiche oder sogar eine etwas kürzere Zeit annehmen, da bei ihm der Stau stärker und seine

Abb. 5. Schnüffelstoß eines Menschen. Luftdruckänderung in der Mundhöhle; Marey'sche Kapsel, Dehnungsmeßstreifen, Brücke, Schreiber (Oscilloscript)

physiologische Konstitution auf die spezielle Schnüffelatmung besonders eingestellt ist. Gleichzeitig mit dem Druckabfall wird aus den Ethmoidalräumen und dem Frontalsinus Luft abgezogen. Bei diesem Unterdruck von 38 Torr und der Luftgeschwindigkeit von 10 m/sec würden in 0,01 sec 1,2 cm^3 Luft aus diesem Gebiet abströmen. Dieses Volumen wird jedoch wegen des Druckausgleichs nicht erreicht, sondern nur 0,45 cm^3, wie folgende Rechnung zeigt.

Da die Temperatur als hinreichend konstant gelten kann, ist nach Gay-Lussac:

$$p_1 \cdot V_1 = p_2 \cdot V_2 \qquad V_2 = V_1 \cdot \frac{p_1}{p_2}$$

p_1 = 760 Torr
p_2 = 760 – 38 = 722 Torr
V_1 = 8 + 0,35 = 8,35 cm^3 (Frontalsinus + Ethmoidalräume)
V_2: Volumen nach Druckausgleich
V: Volumendifferenz

$$V_2 = 8{,}8\ cm^3 \qquad V = 0{,}45\ cm^3$$

Da der Druck- und Volumenausgleich sich über die Zeitspanne der wachsenden Druckdifferenz hinzieht, ist er fast gleichzeitig mit dem Erreichen des Maximums beendet.

Demnach werden diejenigen Ethmoidalräume, die auf dem Wege zum Frontalsinus liegen, vor allem die in ihn hineinragenden Ectoturbinalia 1, 2 und 3, mit Luft aus diesem Hohlraum gefüllt. Mit Einschränkung trifft das auch auf die übrigen Ethmoidalräume zu, da sie ebenfalls mit diesen großen Luftpolstern verbunden sind. Die abgezogenen 0,45 cm^3 Luft geraten in den Atemstrom und verschwinden aus der Nase.

Während Phase 1 wird selbstverständlich dufthaltige Luft in die im Atemstrom liegenden Nasenbezirke befördert. Die Diffusion von Duftmolekühlen in die abseits des Stromes liegenden Ethmoidalräume ist gegen den schnellen Entleerungsstrom gerichtet und kann vernachlässigt werden (vergl. Phase 2).

Phase 2 beginnt, wenn aus den abseits gelegenen Nasenteilen keine Luft mehr wegströmt, nach etwa 0,025 sec. Sie ist gekennzeichnet durch die Fortdauer des Atemstromes und des Unterdruckes in den hinteren Nasenräumen.

Nunmehr können Duftmoleküle ungebremst durch einen Gegenstrom in die Ethmoidalräume diffundieren. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß wegen des schnellen Atemstromes ständig die abdiffundierten Moleküle nachgeliefert werden, d. h. die Duftkonzentration bleibt an den Eingängen zu den Ethmoidalräumen während Phase 2 konstant c_o (Abb. 6). Für die Diffusion gilt dann folgende Formel

2 a. $\frac{c}{c_o} = 1 - \Phi(v);$

b. $\Phi(v) = \frac{2}{\sqrt{2\pi}} \int_0^v c^{-v^2} dv;$

c. $v = \frac{x}{2\sqrt{D \cdot t}}$

c: Konzentration an der Stelle x
D: Diffusionskoeffizient
t: Zeit in sec
x: Achse: Längsrichtung der Ethmoidalräume = Diffusionsstrecke

Die Größe D nimmt mit steigendem Molekulargewicht ab und wächst mit zunehmender Temperatur. Ihre Abhängigkeit vom Luftdruck kann hier vernachlässigt werden. Der Diffusionsraum für den die Formal 2) gilt, hat gleichbleibenden Querschnitt, was auf

kurzen Strecken für die Ethmoidalräume angenähert zutrifft. Trotz dieser Einschränkung gibt die Berechnung eindeutig und hinreichend genau Aufschluß über die Reichweite der Diffusion im vorliegenden Zusammenhang. Die Duftstoffkonzentration in der Außenluft c_A wird in den engen Wegen der *Regio respiratoria* durch Adsorption auf schätzungsweise 2/3 reduziert, so daß sich ergibt: $c_o = 2/3\ c_A$.

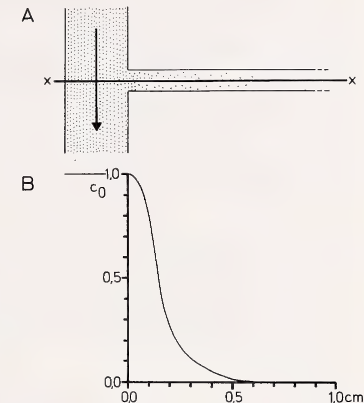


Abb. 6. Schema der Duftstoffdiffusion in der Hundenase während Phase 2 eines Schnüffelstoßes. A = Luftstrom mit Duftmolekülen in der Hundenase bei der Inspiration und Diffusion in den Ethmoidalraum; B = Konzentration der Duftmoleküle am Schnitt; x – x nach 0,1 sec

Für den biologisch wichtigen Duftstoff Buttersäure (Molekulargewicht: 88,1,D_{35} = 0,17) erhält man für x = 0,5 cm und t = 0,1 sec folgende Ergebnisse:

Konzentrationsstufen (c_o und c) für Geruchsreize (c_A) in den Luftwegen der Hundenase beim Schnüffeln (Phase 2)

c_A Moleküle/cm³ Luft	c_o Moleküle/cm³ Luft	c/c_o	c Moleküle/mm³ Luft
$9 \cdot 10^3$ (abs. Schwelle)	$6 \cdot 10^3$	0,0104	0,06
$1,5 \cdot 10^5$	$1 \cdot 10^5$	0,0104	1,0
$1,5 \cdot 10^6$	$1 \cdot 10^6$	0,0104	10,4

In der Tabelle wird c für das kleine Volumen 1 mm³ angegeben, weil dies die Dimension der Höhe der Ethmoidalräume ist. Die Werte für c müssen noch um einige Prozent wegen Adsorption an den Wänden verkleinert werden.

Man sieht, daß erst überschwellige Reize in der kurzen Entfernung von 0,5 cm während Phase 2 eine Erregung von Sinneszellen bewirken können. Die volle Tiefe der Ethmoidalräume bleibt frei von Buttersäuremolekülen. Da die meisten Duftstoffe ein höheres Molekulargewicht und einen kleineren Diffusionskoeffizienten haben, kann das für Buttersäure berechnete Ergebnis verallgemeinert werden. Phase 2 dauert etwa 0,1 sec.

Zu Beginn der Phase 3 wird die Inspiration unterbrochen und es stellt sich in etwa derselben Zeit wie in Phase 1 der Unterdruck nunmehr wieder der Außenluftdruck ein. Dabei strömt dufthaltige Luft in die Ethmoidalräume bis zum Frontalsinus ein. Auch in die nicht auf dem Wege zum Frontalsinus gelegenen Bezirke der Endoturbinalia II, III und IV sowie des Ectoturbinale 5 dringen so in Verbindung mit der Diffusion Duftmoleküle ein. Phase 3 dauert etwa 0,02 sec.

In einem Schnüffelstoß werden demnach alle Teile des Riechepithels von Duftmolekülen erreicht.

Während der Phase 4 von etwa 0,03 sec Dauer wird der Atem weiter angehalten. Die Duftmoleküle in den engen Ethmoidalräumen können vom *Mucus* adsorbiert werden und danach zu den Rezeptoren gelangen.

Die vier Phasen umfassen eine Zeitspanne von mindestens etwa 0,17 sec, Phase 2 und besonders 4 können auch ein wenig länger dauern.

Sechs bis zwanzig Schnüffelstöße reihen sich unmittelbar aneinander bis zur nächsten Exspiration.

Da auch bei einem gewöhnlichen, ruhigen Atemzug Unterdruck während der Inspiration und Überdruck während der Exspiration sich einstellt, kann gefragt werden, ob nicht auch dann in alle Teile des Riechepithels Duftmoleküle vordringen. Der Unterdruck erreicht nur 3–4 Torr und kann dementsprechend wenig Luft aus den Frontal- u. Ethmoidalräumen abziehen (ca. 0,04 cm^3). Auch in Verbindung mit dem Überdruck von 3–4 Torr während der Exspiration, bleibt die Luftbewegung weit zurück hinter einem Schnüffelstoß. Da die Inspiration mehrere Sekunden dauert, spielt jedoch die Diffusion eine größere Rolle als bei einem Schnüffelstoß. Für eine ruhige Inspiration von 2 sec Dauer errechnet sich bei dem Schwellenreiz von $9 \cdot 10^3$ Molekülen Buttersäure/cm^3 Luft in allen Ethmoidalräumen in 1 cm Tiefe eine Konzentration von 1,4 Molekülen/mm^3. Das kann als Grenze für die Effektivität eines solchen Reizes gelten.

Beträchtliche Teile des Riechepithels werden also bei einem Buttersäurereiz, der eben überschwellig ist, erregt, nicht jedoch die weiter abseits liegenden Abschnitte, besonders die in der Stirnhöhle.

Jedoch schon bei einem Reiz von $8 \cdot 10^8$ Molekülen Buttersäure/cm^3 Luft, was der Schwelle für den Menschen nahekommt, und einer Inspiration von 3 sec wird in der Stirnhöhle eine Konzentration von $10^4/cm^3$, bzw. $10/mm^3$ erreicht, die als effektiv anzusehen ist.

Diskussion

Bedeutet die Serie von Schnüffelstößen die Verstärkung eines Einzelreizes? Während der Phase 3 des ersten Schnüffelstoßes, werden Duftmoleküle in alle Ethmoidalräume eingeführt. Wegen der Enge werden sie dort sehr schnell im *Mucus* des Epithels adsorbiert und können dann die Sinnescilien der Rezeptoren erreichen. Da nach 0,15 sec die nächste Duftmolekülwolke ankommt, erscheint es möglich, daß diese Moleküle in den Mucus aufgenommen werden, bevor die vorher adsorbierten „verarbeitet", d. h. an den Sinnescilien oder anderen Zellorganellen adsorbiert worden sind. Die dadurch entstandene höhere Duftmolekülkonzentration im *Mucus*, wäre eine Verstärkung des Reizes, denn von der Konzentration im *Mucus* hängt die Wahrscheinlichkeit, auf eine Sinnescilie zu treffen, ab. Da die Diffusion wegen der nur 30–40 µm dicken Mucusschicht sehr schnell abläuft (ca. 0,001 sec), ist die Hypothese abzulehnen.

Viel wahrscheinlicher trifft eine andere Hypothese zu. Beim Riechen spielt die Adaptation eine wichtige Rolle. Bei anhaltendem, oder kurz hintereinander wiederholtem Reiz, wird die Wahrnehmung schwächer und kann u. U. verschwinden, wie jedem Menschen von Gerüchen in geschlossenen Räumen, z. B. Speiselokal, geläufig ist. Auch für den Hund ist solche Adaptation festgestellt worden (Neuhaus 1954). Bei schwachen Riechreizen ist sie besonders ausgeprägt. Nach einer Erholungszeit stellt sich die unverminderte Riechfähigkeit wieder ein. Beim Schnüffeln wird der Riechreiz in kurze Abschnitte zerlegt, die von kurzen Pausen unterbrochen sind (Phase 1 und mindestens ein Teil von Phase 2). Wegen der Kürze der Reize reichen vermutlich die kurzen Pausen aus, um Adaptation zu verhindern, zumal der Hund durch Ausdehnung von Phase 3 die Pausen günstig einrichten kann. Das Schnüffeln verläuft ja willkürlich bei hoher Aufmerksamkeit des Tieres. Auch die nach einer Schnüffelserie einsetzende starke Exspiration ist eine Erholungspause.

Wenn es beim Schnüffeln nicht zu einer Akkumulation von Duftmolekülen in der Riechschleimhaut kommt, erhebt sich die Frage, weshalb der Hund Schnüffelserien benötigt, da ja schon ein Schnüffelstoß für die Perzeption ausreicht. Aus der alltäglichen Beobachtung von Hunden an Knotenpunkten für olfaktorische Nachrichten, wo sie oft

beharrlich schnüffeln, ergibt sich mit Sicherheit, daß nicht die Perzeption hierbei verbessert wird, sondern deren centrale Verarbeitung zu einer wohl oft sehr komplexen Nachricht. Wir perzipieren beim Anschauen eines nicht allzu großen Gemäldes auch fast den ganzen Inhalt sofort, aber erst eine ruhige meditative Schau eröffnet uns das volle Verständnis.

Vorher wurde besprochen, daß beim Schnüffeln ebenso wie beim gewöhnlichen Atmen die Diffusion von Duftmolekülen in die abseits vom Atemstrom liegenden Bezirke des Riechfeldes eine Rolle spielt. Da die Duftstoffe dort in Abhängigkeit von ihrem Molekulargewicht verschieden schnell diffundieren, könnte auf diesem physikalischen Wege eine Information entstehen, die zur Unterscheidung verschiedener Duftstoffe beiträgt. Von Adrian (1951) wurde eine ähnliche Hypothese nach elektrophysiologischen Untersuchungen am Riechorgan des Igels geäußert. Eine Präzisierung der Hypothese gelingt an Hand morphologischer und physiologischer Gegebenheiten, würde aber zu weit in die Spekulation führen.

Abschließend kann als Ergebnis der Untersuchung zusammengefaßt werden, daß das Schnüffeln des Hundes mit der extensiven Entwicklung des Riechepithels und dem starken Luftstau im Gebiet des Maxilloturbinale eine funktionelle Einheit bildet. Erst hierdurch wird die volle Ausnutzung des weiten Riechfeldes der Nase gewährleistet.

Zusammenfassung

Das Schnüffeln der Hunde besteht aus einer Serie von 6–20 kurzen Inspirationsstößen, denen eine entsprechend starke Exspiration folgt.

In den engen Ethmoidalräumen können sich bei einem Atemstoß keine Luftwirbel ausbreiten, denn die Reynold'sche Kennzahl bleibt bei den gegebenen Bedingungen (Raumweite, Luftgeschwindigkeit) unter dem kritischen Wert für Strömungsturbulenz.

Während des Inspirationsabschnittes eines Schnüffelstoßes wird infolge des beträchtlichen Unterdruckes hinter der Staubarriere des Maxillo- und Nasoturbinale Luft aus den Ethmoidalräumen und dem Frontalsinus abgezogen, und zwar mehr als das Volumen der Ethmoidalräume, wie die Berechnung ergibt.

Beim Anhalten des Atems gegen Ende des Schnüffelstoßes strömt dufthaltige Luft in diese Räume zurück, wodurch auch die vom Atemstrom entferntesten, in der Stirnhöhle gelegenen Teile des Riechepithels erregt werden. Bei einem Schnüffelstoß spielt die Diffusion von Duftstoff zusätzlich eine Rolle.

Bei einem gewöhnlichen Atemzug ist der Druckunterschied zwischen Inspiration und Exspiration im hinteren Nasenraum zu gering, um in die abseits gelegenen Riechfeldbezirke Duftmoleküle zu befördern. jedoch können bei hinreichend hoher Duftkonzentration und einer Inspiration von 2 sec Dauer Moleküle in effektiver Weise bis in die Stirnhöhle diffundieren.

Literatur

Adrian, E. D. (1949): Sensory Integration. Liverpool.

— (1951): Differential Sensitivy of olfactory Receptors. J. of Physiol. **115**, 42.

Allison, A. C. (1952): The Morphology of the olfactory System in the Vertebrates. Biological Reviews **28**, 195–224.

Ellenberger; Baum (1943): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin: Springer.

Hensel, H.; Andres, K. H.; Düring M. v. (1974): Structure and Function of cold Receptors. Pflügers Arch. **352**, 1–10.

Kolb, E. (1974): Lehrbuch der Physiologie der Haustiere, Teil II. Stuttgart: G. Springer.

Müller, A. (1954): Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. Z. Zellforsch. **41**, 335–350.

Miller, M. E. (1964): Anatomy of the Dog. Philadelphia-London: Saunders.

Negus, V. (1958) The comparative Anatomy and Physiology of the Nose and paranasal Sinuses. Edinburgh and London: Livingstone.

— (1965): The Biology of Respiration. Edinburgh and London: Livingstone.

Netter, H. (1959): Theoretische Biochemie. Berlin.

Neuhaus, W. (1953): Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. Z. vergl. Physiol. **35**, 527–552.

— (1955): Die Unterscheidung von Duftquantitäten bei Mensch und Hund nach Versuchen mit Buttersäure. Z. vergl. Physiol. **37**, 234–252.

RENWRANTZ, L. (1972): Freilandversuche mit Hunden zur Bestimmung der Riechschwelle für Buttersäure. Z. Säugetierkunde **38**, 38–63.
ZUSCHNEID, K. (1973): Die Riechleistung des Hundes. Diss. Freie Univ. Berlin.

Anschrift des Verfassers Prof. Dr. WALTER NEUHAUS, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

First observations on colony structure, behavior, and vocal repertoire of the South American Fur Seal (*Arctocephalus australis* Zimmermann, 1783) in Peru

By F. TRILLMICH and PATRICIA MAJLUF

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abteilung Wickler, Seewiesen and Departamento de Biologia, Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima

Receipt of Ms. 2. 12. 1980

Abstract

Studied were habitat, behavior and vocalization of *Arctocephalus australis* based on a short visit to Punta San Juan, Peru. The reproductive season reaches its peak in November/December. Thermoregulatory movements had a pronounced effect on colony structure. Density varied between 0.5 and 1.5 animals/m^2. Territory size averaged about 50 m^2. It appears to be the rule that females nurse yearlings, leading in some cases to competition between yearling and its newborn sibling. Sonagrams show the vocalizations of this species to be similar o those of other *Arctocephalus* species, except *A. pusillus*. This corroborates the previously suggested intermediate position of *A. pusillus* between fur seals and sea lions.

Introduction

The South American Fur Seal is the least known of all *Arctocephalus* fur seals. As it is presumably the most primitive *Arctocephalus* species (REPENNING et al. 1971) its behavior and vocalizations are of considerable interest for the interpretation of the behavior of other species. We concentrated on the collection of basic data on colony structure and behavior of males, females and young, as well as on tape-recording their major calls when we obtained a permit to visit the largest colony of this species in Peru. Although our visit was very short and consequently our results are preliminary we feel it worth communicating them as so very little has been published on this species previously (VAZ-FERREIRA 1956; VAZ-FERREIRA and PALERM 1961; PIAZZA 1969; STIRLING and WARNEKE 1971).

Methods

We made a short stop in the evening of the 28th Nov. in Paracas, Punta Arquillo (13°55′S, 76°21′W), and stayed for the 30th Nov., 1st and the morning of the 2nd Dec. in Punta San Juan (15°22′S, 75°11.5′W). Total observation time at Punta San Juan was 34 hours; all observations described were made there unless otherwise stated. Photographs of parts of the colony were used to estimate animal density. Calls were recorded using an UHER 4200 portable tape recorder and a directional microphone (Sennheiser MKH 415 T) and sonagraphed on a Kay Electrics Sonagraph using the wideband filter setting.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4605-0310 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 310–322

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Habitat

Fur seals inhabit points and islands difficult of access on the Peruvian coast. Punta San Juan is a protected guano bird colony situated on a peninsula cut off from the hinterland by a concrete wall. Even so, poachers sometimes attempt to get in and kill seals. Just outside the area protected by the wall not a single fur seal female can be seen, although the habitat appears identical inside and outside the guarded area. In Paracas and Punta San Juan fur seals inhabit rocky and often quite steep slopes (Fig. 1). Many of the bays are exposed to heavy surf. The slopes are quite rugged and vertically structured so that for most of the day some places provide shade. At our main observation site the habitat consisted of almost level rock surface and the shingle beach. At low tide the rock shelf provided tidepools (Fig. 1, below; Fig. 2). Nearby, many fur seals lived in a huge cave where they had to climb about 15 m up and down; they found plenty of shade even during the noon hours.



Fig. 1. Habitat of fur seals at Punta San Juan. *Above:* Steep, highly vertically structured habitat providing many shaded sites. *Below:* Level rock with many tidepools and the adjacent pebble beach



Fig. 2. Thermoregulatory movements of fur seals. *Above:* Distribution of fur seals at 8 : 00 a.m. *Below:* Distribution over the same area at 12 : 00. Note that density is much higher at noon when the animals are forced into the intertidal zone

Reproductive season

During our stay at Punta San Juan we saw hundreds of young pups. Comparing their developmental stage with known-age Galápagos fur seal pups *(A. galapagoensis)* (TRILLMICH unpubl.), we think hardly any were older than one month. We also witnessed a few births. The warden, MARCIAL ROJO, told us that fur seals breed there between October and January, with the great majority of births occurring in November and December (see PIAZZA 1969). The breeding peak of the South American Sea Lion *(Otaria byronia)* is, according to M. ROJO around June. Because of this difference in peak breeding time between the two species, competition for space may never become serious even where the two species are closely sympatric.

Density and thermoregulatory movements within the breeding colony

Density tends to be the same all year with perhaps minimum numbers ashore prior to the breeding season (M. ROJO, pers. comm.). As census methods are not standardized, considerable variation may go undetected. From photos (similar to Fig. 2) total density was estimated to be between 0.5 and 1.5 animals/m^2. In these measures we excluded the parts of the beach deserted by animals at the time of measurement.

On a rocky islet at Paracas pup density was about 0.1 pups/m^2; in Punta San Juan, in the afternoon at high tide, it was about 0.2 pups/m^2. Males tend to maintain ample nearest-neighbor distances; even in bachelor groups density never exceeded 0.4 males/m^2. Density of females is higher but depends on time of day, temperature, and tide level. It varies between 0.6 and 1.0 females/m^2.

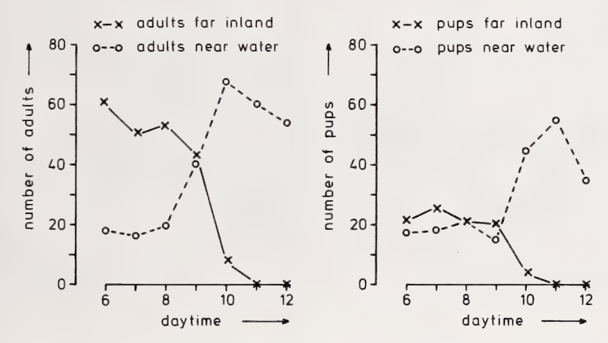


Fig. 3. Changes in numbers of adults and pups counted on an inland area and an area near the water's edge (both of approximately equal size) at hourly intervals during the morning. The drop in numbers of pups at 12:00 near the water is an artifact due to the disappearance of some behind rocks and in smal canals where they could not be seen. The drop in numbers of adults near the water after 10:00 occurs because many are leaving the colony

In the evenings the animals spread out over the available habitat. A few males without territories rested far inland. The whole area used by females was claimed as territories during the night. During the hot hours of the day animals concentrated near tidepools or on the edge of the sea (Fig. 2, 3). Through this thermoregulatory behavior density within groups increased considerably from about 0.5–0.7 animals/m^2 in the mornings and evenings, to 1.3 or 1.5 animals/m^2 at noon when the fur seals rested near the water. Many adults and immatures left the colony during the day and returned in the evening. Numbers ashore were highest during the nights.

In thermoregulatory movements females sometimes cross many territorial boundaries. This thermoregulatory migration is most pronounced in females with recently-born pups. Lone pups also move to the tideline to spend the heat of the day and, towards dusk, begin

to disperse and move inland again. Other animals are able to prolong their stay inland, away from the densest groupings near water, by making a quick trip to the water, and moving inland again.

Females and young

We observed one birth sufficiently closely to time the sequence of events. When we first saw the female come in from the water, she already showed signs of labor. 20 min later the pup was born, head first; 18 min after birth it began to search for the teats; the afterbirth was expelled 62 min after the birth of the pup. The female remained near her newborn all day. Presumably females stay with their pups for several days after birth, as in the other *Arctocephalus* species.



Fig. 4. Female nursing a yearling

Incoming females and their pups home in on each other through loud calls (see below for description and sonagrams of calls) and the identity of the pup is finally determined through an olfactory check, which seems to be the decisive one, as pups are sometimes rebuffed thereafter. Many females with older pups were observed to nurse their pups during the day, but many more were ashore during the night.

In the evenings and early mornings many females nursed yearlings (Fig. 4). In at least two cases body size and development of the canine teeth of the young suggested that females were nursing two-year-olds. From the abundance of females with immatures it appears that in *A. australis* – as in *A. galapagoensis* (Trillmich 1979) – young are nursed until they are at least one year old. In the early morning females with immatures were found farther inland than most females with pups. There was much less territorial activity of males in these groups. As may be expected with so long a nursing period, several females with pups were each accompanied by an immature as well. In a group of 41 pups in Paracas, three were in the company of immatures (7.3 %). Similarly, in Punta San Juan, of 39 pups with mothers, three (7.7 %) were accompanied by immatures sharing the milk.

Further cases were recorded outside this sample group. The sex of five such immatures could be determined (according to presence or absence of the penile opening): two were female, three male. One such female immature was clearly older than one year. These immature and newborn companions must be siblings, because in all otariid seals investigated, mothers nurse exclusively their own offspring (Bartholomew 1959; Bonner 1968; McNab and Crawley 1975; Peterson and Bartholomew 1967; Rand 1967; Sandegren 1970).

In the observed cases pup and immature competed for the mother's milk. When they sucked simultaneously, which occurred only rarely, the immature sucked from the posterior and the pup from the anterior teats. Females defended the pup against attacks by its older sibling. Often the pup was merely manoeuvered behind the mother's back or in front of her head, while the yearling continued sucking. Immatures of both sexes were observed biting their younger siblings; one of the pups had a cut on its flipper which may have been caused by such an attack. One newborn pup never sucked during six hours of continuous observation, while its one-year old sibling (a male) was sucking almost continuously. The physical condition of seven pups who were together with their mothers and immatures was rated: 3 were healthy, 3 undernourished, and one was undernourished and injured. Very likely some of these pups will have died of starvation and/or infection, as observed in Galápagos fur seals (Trillmich 1979 and unpubl. data). If so, the percentage given above of 7–8 % of pups whose mother was still accompanied by a yearling must be a minimum estimate of the occurrence of this situation. General pup mortality was estimated by counting dead pups from the edge of the colony. The number of corpses amounted to about 10 % of the pups seen alive in the same areas. This is a minimum estimate of mortality as the corpses of pups disappear rapidly.

Male-female interactions, copulation

Quite frequently males attempt to herd females which cross their territories; but they almost never succeed if the females are moving for thermoregulation. Often the herding attempt of a bull precipitates its neighbor's boundary display and in the ensuing agitation the female slips into the next territory or out to sea. Females in estrus reacted differently, snapping at the bull. If a female showed this behavior the bull tried to mount. We observed three copulations of one territorial male which lasted 9.75, 10.75 and 11.5 min. One was recorded in detail. Intromission was achieved 3 min after mounting. After intromission the male made pelvic thrusts for about 6 min with a frequency of 54 thrusts/min. He then increased his thrusting frequency to about 160 thrusts/min. This lasted for 4.5 min after which the male dismounted. In all three copulations the females began to struggle shortly before the male dismounted. After copulations the females stayed for a while in the male's territory but were not particularly guarded.

The behavior of males

Territorial males

On an area of about 400 m^2 in Paracas we counted 9 territorial males (average territory size 44 m^2). Similarly, in Punta San Juan, we observed 11 territorial males with an average territory size of 54.5 m^2. After two days of observation in the latter site it was clear that territory size varied considerably from about 25–30 m^2 to 100 m^2. The landward boundaries of inland territories were rather indistinct.

Territories varied not only in size but also in permanence of occupation. Two factors were obviously most important for the attendance of a male: 1. Thermoregulatory needs,

and 2. Presence or absence of females on a territory. The importance of these factors varied for the three categories of males described in the following:

Landlocked males

About one third of the territorial males had no access to the water during low tide, and the majority of them not even during high tide. They were unable to endure the heat of the day on their dry territories. If the last female had left their area the males held out until increasing temperature forced them to depart (between 10:30 and 11:30) and did not return until the afternoon. They appeared to spend the noon hours resting in the water close to the coast. They returned to their territories between 14:30 and 15:30, shortly before at least part of their area became shaded and before the first female had moved there. The landlocked males resettled in their sites without serious fights with their neighbors, who may have recognized them by their full threat calls (see below, Fig. 6). Nevertheless, the course of the reoccupation of these territories looked like a quick-motion version of territory establishment by a newcomer. The bull could hardly move at first as any move induced a full threat call or a boundary display by one of his neighbors. Within about half an hour, however, he was again able to move normally within his territory, which by this time he had enlarged considerably around his initial center position. One inland male occupying a cave at the foot of a cliff remained on this territory over the noon hours.

"Water" males

"Water" males, whose territories were fully submerged at high tide. Another class of males became territorial only around low tide. These "water" males established themselves during daytime before low tide in areas still fully awash; they maintained territories there, which gradually filled with females escaping the heat, until about an hour after the incoming tide had pushed all females off inland again. Perhaps these bulls foraged at night, as they all looked very well fed. They appeared to be waiting mainly for a chance to take over a territory along the line between intertidal and dry land.

Males with coastal territories

Males in an intermediate position had access to water (canals or tidepools) even at low tide during the day when females congregate just there. They also had a firm land base where females gathered at high tide during the day and remained during the night as well. Consequently they had at all times a high female density on their territories, giving them the best preconditions for high reproductive success. They remained permanently on their territories. It was one of these bulls we observed copulating three times. These bulls appeared to be involved in most male-male aggressive interactions with neighboring bulls and trespassing males.

Bachelor males

The majority of non-territorial males gathered in "bachelor" groups on beaches not used by females. These groups consisted of a few subadult and many adult bulls. Many of the adult bulls had obviously been territorial earlier or had fought for a territory unsuccessfully, as they were emaciated and showed great injuries. A lot of full threat calling went on in these groups, and some males defended a small area around themselves or perhaps rather reinforced individual distances. Incoming males often had to run the gauntlet to find a resting place. When withdrawing from an attacking male they uttered submissive calls with wide-open mouth and vibrissae either turned forward or flicking back and forth rapidly. Serious fights never developed.

Calls

We obtained slightly over an hour of tape recordings of fur seal calls. To describe these we use the nomenclature of STIRLING and WARNEKE (1971).

Calls of females and young

The Pup Attraction Call (PAC) of the female varies a lot between individuals (Fig. 5 D–F). PACs are rather constant intraindividually, not in their duration but in frequency distribution. Some females produce almost horizontal frequency bands with different spacing between the bands in different individuals (Fig. 5 E), others give highly frequency modulated calls (Fig. 5 F), and still others produce pulsed notes and only later in the call continuous frequency bands (Fig. 5 D). The last PAC-type reminds one of the full threat call of males (compare Fig. 6, 3rd from top). Frequency is lowest at the beginning of the PACs and the calls almost always end with a rapid drop in pitch. These calls are very similar to the calls of *A. gazella* and *A. forsteri* shown in Fig. 1 of STIRLING and WARNEKE (1971). They show about the same variability as in *A. galapagoensis* (TRILLMICH, in press.).

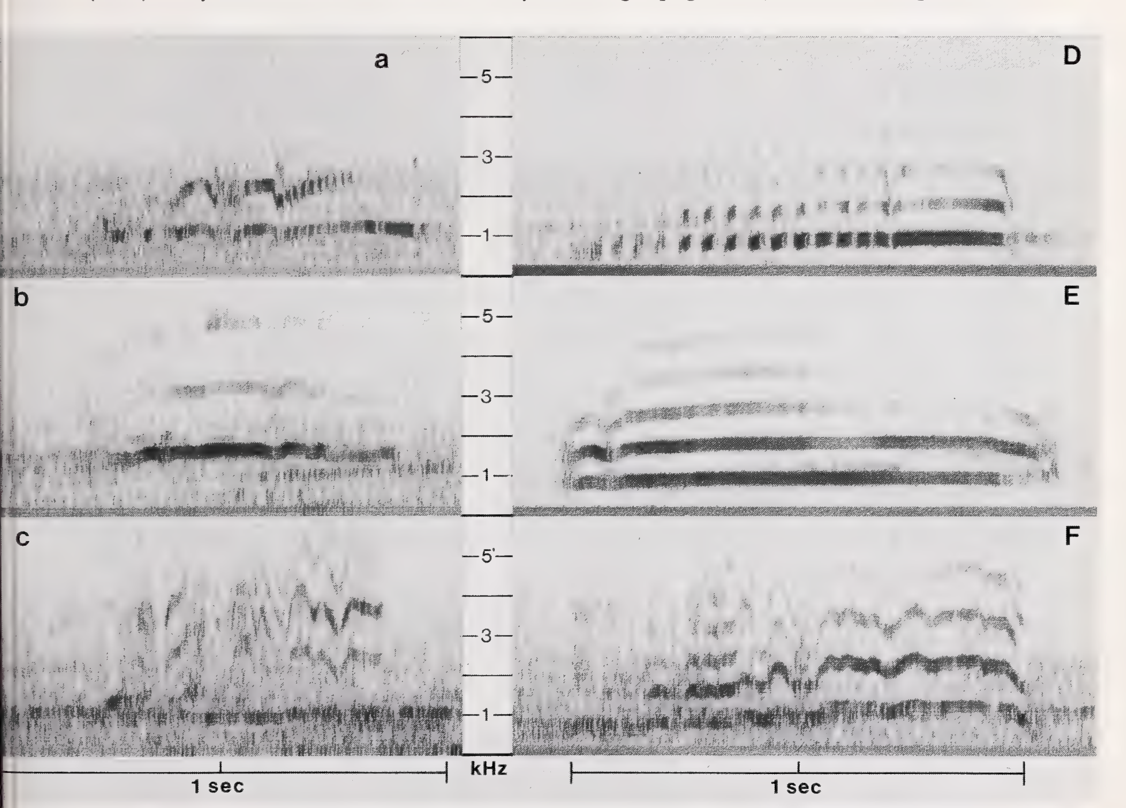


Fig. 5. a: Immature fur seal calling in search of its mother. b: Pup calling to its approaching mother; c: another pup; this is an example of the highly frequency modulated version of the mother-attraction call. The lowest continuous frequency band in this sonagram is from the call of a female; D: Pup-attraction call (PAC) of a female. This call has a strongly pulsed beginning similar to the calls of some males; E: Longdrawn-out PAC of another female; F: Highly frequency modulated PAC of a third female

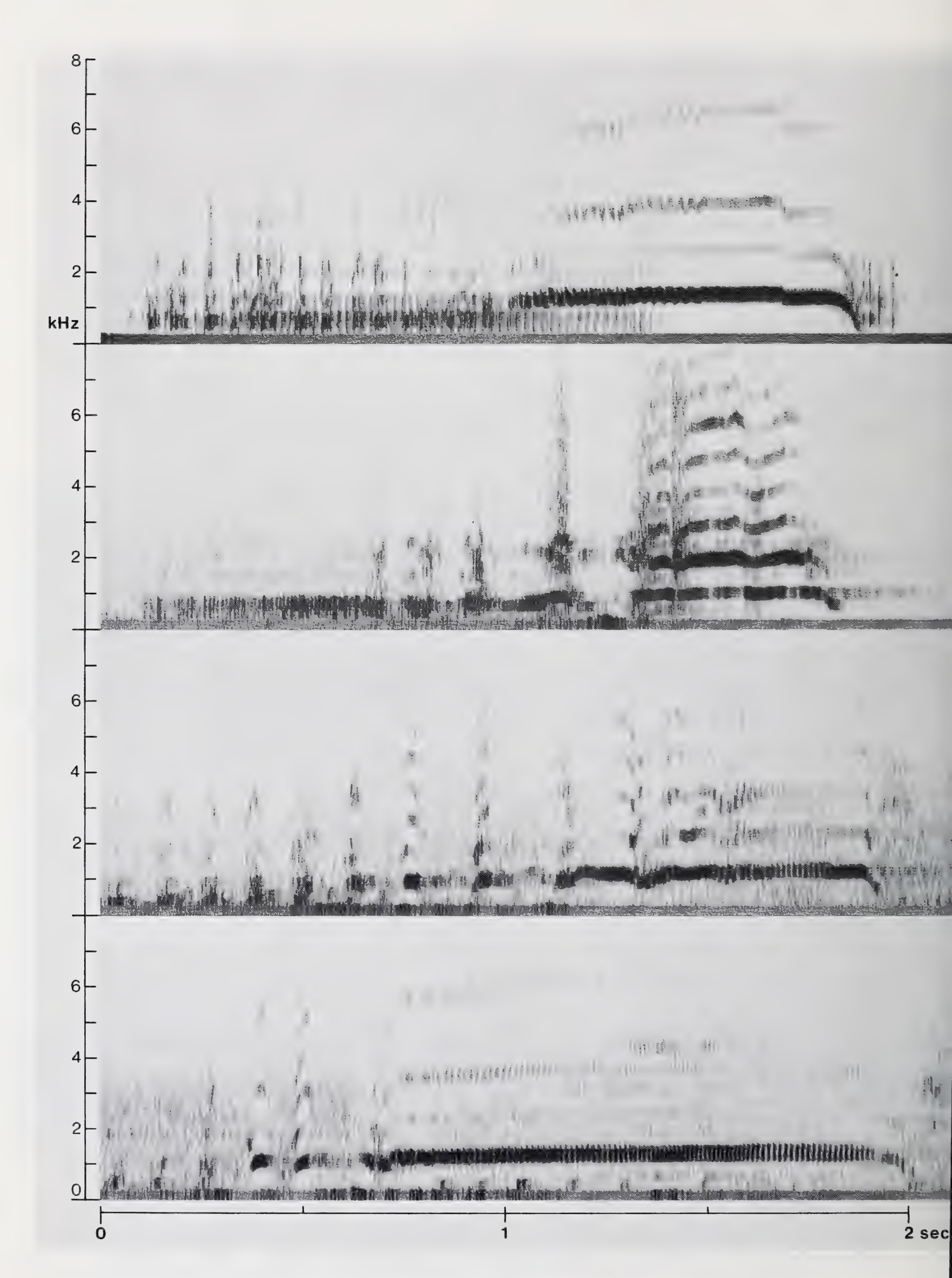


Fig. 6. Full threat calls of 4 different fur seal bulls

The calls of immatures and pups, uttered either when searching for their mothers or responding to their mother's calling from a distance, are very similar to the PACs but have a higher lowest frequency (Fig. 5, a–c). Lowest frequency is about 1.5–2.0 kHz in pups and about 1.0 kHz in yearlings, whereas it is about 500 to 800 Hz in females' PACs. Variation in all these calls seems sufficient to make individual recognition possible.

Calls of males

Fig. 6 shows four examples of full threat calls of males. Again interindividual variability is very pronounced so that individual recognition by these calls seems likely. Most of these calls were heard and tape-recorded in a bachelor group of males, making doubtful STIRLING and WARNEKE'S (1971) interpretation of this call as serving "to advertise territorial status". The full threat call is variable in length. It consists of two easily distinguished parts, a pulsed or growl-like beginning and a clear, higher frequency ending (Fig. 6). Either part can be, and often is, produced alone. The first part is varied to resemble either a growl or what STIRLING and WARNEKE (1971) describe as a low intensity threat (Fig. 7 A). The growl perhaps is more threatening, and was often used in the bachelor group when another male approached a resting bull to within about a body length. Low threat call and growl appear to be grades of essentially the same signal, the exact meaning of which is expressed through the accompanying facial expression (MILLER 1975). The growl can be given alone or with repeated puffs (strong exhalations). We are not sure if the latter combination is what STIRLING and WARNEKE (1971) described as bark. We never heard anything remotely resembling the barking of a sea lion *(Zalophus californianus)* or a South African fur seal *(A. pusillus).*

Bulls retreating from an opponent's attack often produced a high-pitched scream-like call (Fig. 7, B and C) also described by VAZ-FERREIRA (1956). This is very similar to the submissive call of *A. forsteri* (STIRLING 1971) and *A. galapagoensis* (TRILLMICH unpubl.).

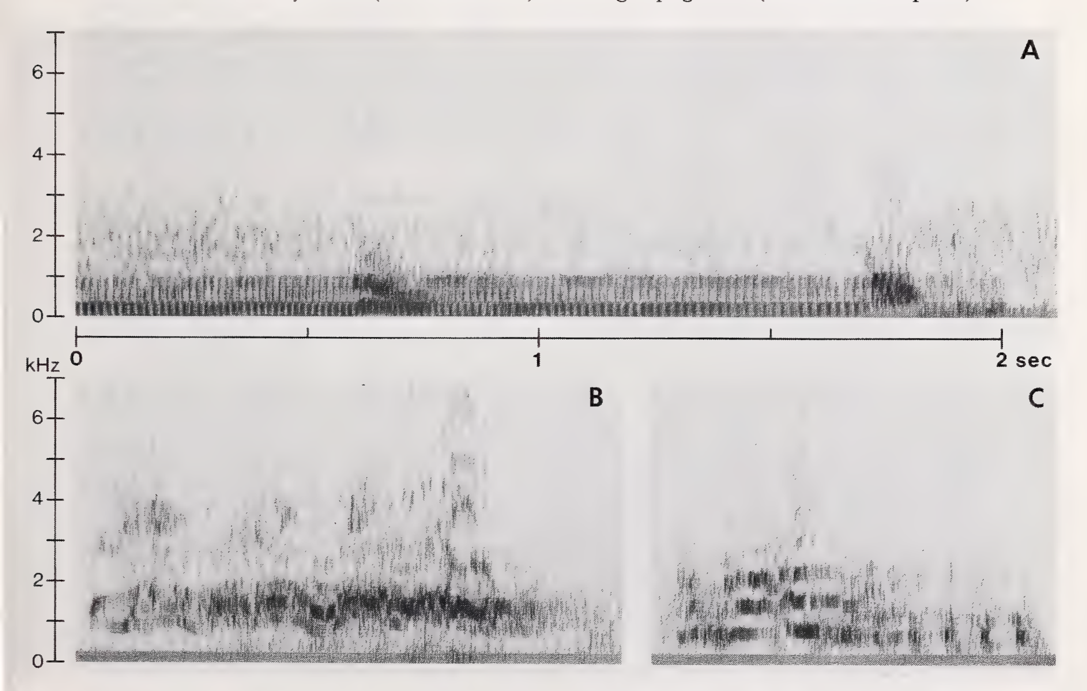


Fig. 7. Male calls. A: growling; B and C: submissive calls of two different males

Discussion

The tropical conditions under which the Peruvian fur seals live are ameliorated by their choice of coastal areas where upwelling is strong and water and air temperatures, as a consequence, are comparatively low (Zuta et al. 1978). The reproductive season does not, however, coincide with the period of lowest sea temperatures from August to October. Thermoregulatory problems clearly constrain the options of the animals because the habitat can be used in its entire area only at night and during the cool morning and evening hours. While e.g. *A. forsteri* forms territories five or six rows deep (Gentry 1975), *A. australis* in our colony formed only three or four and even that only in the morning and evening. Further, thermoregulatory needs cause massive female movements in *A. australis* colonies (Fig. 2 and 3; Vaz-Ferreira and Palerm 1961), leading to repeated shifting of the focus of activity even within the best territories every day.

The young of *A. australis* depend on their mothers for an unusually long period. Nursing of yearlings appears to be the rule rather than the exception. This is not found in any of the other medium-sized *Arctocephalus* species, which usually wean their young before the next pup is born. One reason for this long period of mother-young contact may be that the Peruvian and Uruguayan (Vaz-Ferreira 1956) populations of this species are largely non-migratory. All three other otariid species with unusually long periods of mother-young contact (*A. pusillus*, Rand 1967; *A. galapagoensis* and *Zalophus californianus wollebaeki*, Trillmich 1979) are also largely non-migratory. It seems, however, unique in the Peruvian and Galápagos fur seals that the long-term bond between mother and young decreases the survival chances of a subsequently born young. The importance of this effect remains to be investigated in *A. australis*, but is considerable in *A. galapagoensis* (Trillmich 1979, and unpubl.).

The fact that *A. australis* and *A. galapagoensis* have almost identical vocalizations confirms their close relationship, suggested on the basis of skull morphology (King 1954; Repenning et al. 1971). Stirling and Warneke (1971) tentatively reported that *A. australis* had a smaller vocal repertoire than most other *Arctocephalus* species. Our data show that this is not the case, and thus that all *Arctocephalus* species except *A. pusillus* have the same types of signals. This leaves *A. pusillus* as the only species of this group with a vocal repertoire similar to the sea lion.

The Otariidae were divided into Arctocephalinae (fur seals) and Otariinae (sea lions) solely on the basis of presence or absence of underfur. Using this criterion, *A. pusillus* was placed with the Arctocephalinae. However, the accumulated evidence of differences in skull morphology (Repenning et al. 1971), behavior, and vocal repertoire (see review in Stirling and Warneke 1971), besides his enormous size, make it most likely that *A. pusillus* occupies a systematic position intermediate between fur seals and sea lions.

Acknowledgements

We are indebted to Prof. Hernando de Macedo for suggesting this visit and arranging the necessary permits. We would also like to thank Dr. Demostenes Cabrera of Pesca Peru for granting the permit to visit Punta San Juan. Special thanks to Marcial Rojo who guided us through the colony and provided much additional information. Through his determined efforts for the protection of the fur seals and sea lions at Punta San Juan this colony has remained comparatively undisturbed over the last years which greatly aided our observations.

Helga Birke and Hermann Kacher drew the graphs and helped with photographic work. Phyllis Rechten kindly corrected the english. This study was supported by the Max-Planck-Institut, Seewiesen.

Zusammenfassung

Erste Beobachtungen über Koloniestruktur, Verhalten und Lautrepertoire des Südamerikanischen Seebären (Arctocephalus australis Zimmermann, 1783) in Peru

Auf Grund von Beobachtungen bei einem kurzen Besuch in der größten Kolonie des Südamerikanischen Seebären *(Arctocephalus australis)* in Peru werden Koloniestruktur und Verhalten dieser wenig bekannten Art beschrieben. Die Tiere leben meist an Steilküsten mit ausgeprägter Strukturierung. Die Fortpflanzungszeit dauert von Oktober bis Januar; das Maximum der Geburten liegt im November/Dezember, der Zeit unseres Besuches. Die Dichte in der Kolonie liegt zwischen 0,5 und 1,5 Tiere/m^2. Alle Tiere müssen täglich aus thermoregulatorischen Gründen ans Wasser wandern.

Weibchen säugen häufig einjährige Jungtiere. Das führt in einigen Fällen zu ernster Konkurrenz um die Milch der Mutter zwischen älteren und jüngeren Geschwistern.

Territorien messen im Mittel etwa 50 m^2. Die besten Territorien liegen an der Gezeitengrenze; nur in solchen Territorien halten sich Weibchen ganztägig auf. Männchen, deren Territorien keinen Zugang zum Wasser bieten, müssen sich über Mittag im Meer aufhalten.

Die Rufe von Weibchen, Jungtieren und Männchen werden an Hand von Sonagrammen beschrieben. Das Lautinventar von *A. australis* gleicht dem von *A. galapagoensis* weitgehend und entspricht dem aller mittelgroßen *Arctocephalus*-Arten. Dies macht die systematische Zuordnung von *A. pusillus* zu den Arctocephalinae weiter fragwürdig.

Resumen

De una visita a Punta San Juan, Perú, se da una descripción de la estructura de las colonias y del comportamiento del lobo Fino o de Dos Pelos de Sudamerica. La temporada de reproducción se halla en auge entre Noviembre y Diciembre. La densidad de la colonia está entre 0.5 y 1.5 animales por m^2. Hay un movimiento termoregulatorio muy pronunciado, el que se manifiesta todos los dias y afecta a todos los integrantes de la colonia.

Las hembras frecuentemente se las halla amamantando inmaduros de un año, lo que en algunos casos lleva a competencias serias por la leche materna entre éstos y los recién nacidos.

El tamaño del territorio es de aproximadamente 50 m^2. Los territorios que poseen el mayor número promedio de hembras a lo largo de todo el dia, se hallaron localizados a lo largo de la linea de marea alta. Algunos machos cuyos territorios se hallan aislados de la orilla, deben de abandonarlos durante las horas del mediodía en que el calor se les hace insoportable.

Se da una descripción asi como los sonogramas de las llamadas de hembras, juveniles y machos. El repertorio de vocalizaciones de *A. australis* se halló casi idéntico al de *A. galapagoensis* y de igual magnitud que el de otros lobos de dos pelos de mediano tamaño, lo que contribuye aun más a dudar de la clasificación de *A. pusillus* dentro de los Arctocephalinae.

Literature

BARTHOLOMEW, G. A. (1959): Mother-young relations and the maturation of pup behaviour in the Alaska fur seal. Anim. Behav. **7**, 163–171.

BONNER, W. N. (1968): The fur seal of South Georgia. British Antarctic Survey Sci. Rep. No. 56.

GENTRY, R. L. (1973): Comparative social behavior of eared seals. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 169, 189–194.

KING, J. E. (1954): The otariid seals of the pacific coast of America. Bull. Br. Mus. Nat. History, Zoology **2**, 311–337.

MCNAB, A. G.; CRAWLEY, M. C. (1975): Mother pup behaviour of the New Zealand fur seal, *Arctocephalus forsteri* (Lesson). Mauri Ora **3**, 77–88.

MILLER, E. H. (1975): A comparative study of facial expressions of two species of pinnipeds. Behaviour **53**, 268–284.

PETERSON, R. S.; BARTHOLOMEW, G. A. (1967): The natural history and behavior of the California sea lion. Spec. Publ. **1**, Am. Soc. Mammalogists.

PIAZZA, A. A. (1969): Los lobos marinos en el Peru. Pesca y Caza **9**, 1–29.

RAND, R. W. (1967): The Cape fur seal *(Arctocephalus pusillus)* 3. General behaviour on land and at sea. Div. Sea Fisheries Investigational Rep. No. 60, S. Afr., 1–39.

REPENNING, C. A.; PETERSON, R. S.; HUBBS, C. L. (1971): Contributions to the systematics of the southern fur seals, with particular reference to the Juan Fernandez and Guadalupe species. In: Antarctic Research Series. Vol. **18**, pp. 1–34, Antarctic Pinnipedia. Ed. by W. H. BURT, Am. Geophys. Un. Washington, D. C.

SANDEGREN, F. E. (1970): Breeding and maternal behavior of the Steller sea lion *(Eumetopias jubata)* in Alaska. M. Sc. Thesis, University of Alaska.

Stirling, I. (1971): Studies on the behaviour of the South Australian fur seal, *Arctocephalus forsteri* (Lesson). I. Annual cycle, postures and calls, and adult males during the breeding season. Aust. J. Zool. **19**, 243–266.
Stirling, I.; Warneke, R. M. (1971): Implications of a comparison of the airborne vocalizations and some aspects of the behaviour of the two Australian fur seals, *Arctocephalus* spp., on the evolution and present taxonomy of the genus. Aust. J. Zool. **19**, 227–241.
Trillmich, F. (1979): Galápagos sea lions and fur seals. Noticias de Galápagos No. 29, 8–14.
— (in press): Mutual mother-pup recognition in Galápagos fur seals and sea lions: cues used and functional significance. Behaviour.
Vaz-Ferreira, R. (1956): Etología terrestre de *Arctocephalus australis* (Zimmermann) ("lobo fino") en las Islas Uruguayas. Ministerio de Industrias y Trabajo Servicio Oceanografico y de Pesca: Trabajos sobre islas de lobos y lobos marinos No. 2, Montevideo.
Vaz-Ferreira, R.; Palerm, E. (1961): Efectos de los cambios meteorológicos sobre agrupaciones terrestres de pinnipedios. Rev. Fac. Hum. Cienc. (Montevideo) **19**, 281–293.
Zuta, S.; Rivera, T.; Bustamante, A. (1978): Hydrologic aspects of the main upwelling areas off Peru. In: Upwelling ecosystems. pp. 235–257. Ed. by R. Boje, M. Tomczak, Berlin-Heidelberg-New York: Springer Verlag.

Authors' addresses: F. Trillmich, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abt. Wickler, D-8131 Seewiesen, W-Germany; P. Majluf, Departamento de Biologia, Universidad Peruana Cayetano Heredia, Apartado 5045, Lima, Peru

Development of the preputial gland of immature Fallow deer (*Dama dama* Linnaeus) with particular reference to puberty

By D. I. Chapman, Norma G. Chapman and J. H. Kennaugh

Larkmead, Barton Mills, Bury St. Edmunds, Suffolk and Department of Zoology, University of Manchester

Receipt of Ms. 15. 5. 1981

Abstract

Investigated the morphological changes in the preputial gland of immature Fallow deer in relation to puberty. The odour, and morphological and histological appearance of the prepuce of 66 immature deer, from birth to two years of age, were recorded. Pedicle and antler development were recorded also. The prepuce can be divided into three regions, namely an outer region, a transition zone and the penis sheath proper. Hypertrophy of the epidermis of the transition zone, together with some keratosis, is seen first when the animals are approximately 9-12 months old, the age at which pedicle development and the early stages of antler growth occur. During the period of rapid antler growth, at 12-14 months of age, epidermal hypertrophy is still apparent but keratosis is not detected. Hyperkeratosis occurs again at about 15 months of age, when the skin covering the mature antlers is being shed. Eversion of the transition zone, which is a rutting characteristic of adult Fallow, occurs for the first time when the deer are about 17 months old. These changes in the prepuce support the view that puberty in male Fallow commences at about 9 months of age, pauses, and then recommences at about 15 months.

Introduction

The specialised cutaneous glands of mammals are now known to affect the animal's behaviour and, in particular, to play an important part in sexual behaviour and social organisation (Cowley 1978; Grau 1976; Keverne 1978; Shorey 1976). Deer in particular have a wide variety of such glands (Pocock 1910, 1923) but, with a few exceptions, their

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4605-0322 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 322–330

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

function is unknown. Early studies were limited to describing the gross and/or microscopic structure of these glands and often from only a single animal. No attention was paid to seasonal variation in structure. The problems of investigating the function of these glands and their secretions is fraught with difficulties but, as Müller-Schwarze (1974) has pointed out, a knowledge of gland structure may enable sensible predictions to be made about their use, which can then be tested in the field. Information on developmental and seasonal changes occurring in the gland may help to refine such predictions.

Male Fallow deer have a well-developed and conspicuous prepuce which, in adult animals, undergoes marked seasonal changes and appears to act as a scent gland. During the pre-rut period there is gross hyperkeratosis, hypertrophy of the epidermis, enlargement of the sebaceous and sweat glands and deposition of lipids. These changes culminate with the eversion of the prepuce and the development of a pungent odour at the time of the rut (Kennaugh et al. 1977). Studies of the organs of reproduction have shown that male Fallow deer have an extended period of puberty, which commences at about 9 months of age, pauses during the period of antler growth and recommences at about 15 months culminating with the appearance of spermatozoa at 16 months of age (Chapman and Chapman 1980). The preputial gland, like pedicles and antlers, is a secondary sexual character of male Fallow deer. It was of interest, therefore, to study the development of the preputial gland of immature Fallow deer in order to determine the age when seasonal morphological changes first occur, and whether these too are related to puberty.

The number of prepuces of immature Fallow deer examined at different ages, together with the animal's pedicle and antler development

Age months	Number	Pedicles/antlers
1	4 (2)	None
2	4 (3)	None
3	2 (1)	None
4	3 (1)	None
5	5 (3)	None
6	1 (0)	None
7	1 (1)	None
8	4 (3)	Slight pedicle development in some animals
9	4 (3)	Slight pedicle development
10	7 (6)	Some with well-developed pedicles, others with slight development
11	1 (0)	Pedicles present
12	5 (3)	Pedicles present, some with the beginning of antler growth
13	1 (1)	Growing antlers
14	4 (3)	Growing antlers, one animal starting to shed the antler skin
15	1 (1)	Growing antlers
16	2 (1)	Hard antlers
17	5 (3)	Hard antlers
18	5 (4)	Hard antlers
19	3 (2)	Hard antlers
20	0	
21	0	
22	1 (1)	Hard antlers
23	2 (0)	One animal with hard antlers, the other with growing antlers
24	1 (1)	Hard antlers
Total	66 (43)	

Figures in parentheses are the numbers of animals examined histologically.

Material and methods

The prepuce and surrounding skin were collected from 66 immature Fallow deer from Richmond Park in Greater London and from various localities in Essex, Hertfordshire and Suffolk. The deer had either been shot as part of a routine cull or had been killed in road traffic accidents. Immature animals were recognised on the basis of incomplete eruption of teeth in the lower mandible. Fallow deer do not attain their permanent dentition until about 24 months of age (Chapman and Chapman 1970a). Fallow deer are born usually from the end of May to early July. The ages of the deer have been calculated by assuming that all the animals were born in the middle of June, which is the peak of the fawning season in these areas (Chapman and Chapman 1975). Deer killed up to and including 15 July have been classed as being in their first month; those killed from 16 July to 15 August inclusive have been considered to be in their second month, and so on. Specimens were available from fawns less than one month old and from animals killed in the succeeding 24 months with the exception of those in their 20th and 21st months, that is between 15 January and 15 March in their second year. The number of deer examined at various ages, together with their pedicle and antler development, is given in the Table. Specimens from four of the deer were not suitable for histological examination.

The macroscopic appearance and odour of the prepuce were noted and the specimens were fixed and stored in 10 % formal saline until examined histologically. For histological examination, the hair was clipped with scissors as close to the skin as possible. Material to be studied for fat distribution was washed in running water for 30 minutes and then soaked in 5 % gelatine solution for 24 hours at 38 °C. It was then transferred to 10 % gelatine solution at the same temperature for 6 hours, embedded in 10 % gelatine and sectioned on a Frigistor cooling head at 16–20 μm. Sections were stained in either Sudan Black B or Nile Blue sulphate to show sebaceous glands and fat distribution.

Sections for more detailed histological examination were cut at 10 μm after dehydration of tissue in isopropanol, clearing in chloroform and embedding in paraffin wax. Stains used were either Harris's or Ehrlich's haematoxylin and eosin, or Mallory's triple stain.

The preputial gland of Fallow deer is a diffuse area of multi-lobed sebaceous glands situated in the skin of the prepuce (Kennaugh et al. 1977). It was impractical, therefore, to measure the size or weight of the gland.

Results

General appearance of the penis sheath

The penis sheath of a new-born Fallow deer is about 25 mm long and, except for the final 3–4 mm, it is an integral part of the skin of the abdomen. The end of the prepuce is slightly bulbous, about 10 mm in diameter and with a central orifice which is surrounded by a tuft of hairs up to approximately 45 mm in length. There is a gradual increase in size until adult proportions are reached at about 17 months of age. The strong rutty odour, which is associated with the prepuce of rutting adult males, was detected first in yearling deer killed in the rutting period, at about 17 months of age. The odour was not detected on the prepuce of fawns killed in the rutting period when they were about five months old.

Histological changes in the prepuce

The prepuce of an adult Fallow deer comprises three distinct regions. These are A. the outer region of the prepuce, B. a transition zone between the outer skin and the inner sheath lining and C. the penis sheath proper (Kennaugh et al. 1977). These same regions are appropriate to the prepuce of immature Fallow deer and are used here when describing the histological changes.

The new-born animal

The outermost region A of the prepuce of a new-born deer, which was killed in mid-June, has the appearance of normal skin, with many hairs having associated small sebaceous glands. Sweat glands are also present. The epidermis is thin and covered with a thin layer of keratin, the stratum corneum. The transition zone B has large sebaceous glands and while the epidermis is slightly thicker than that of region A, there is no evidence of keratosis.

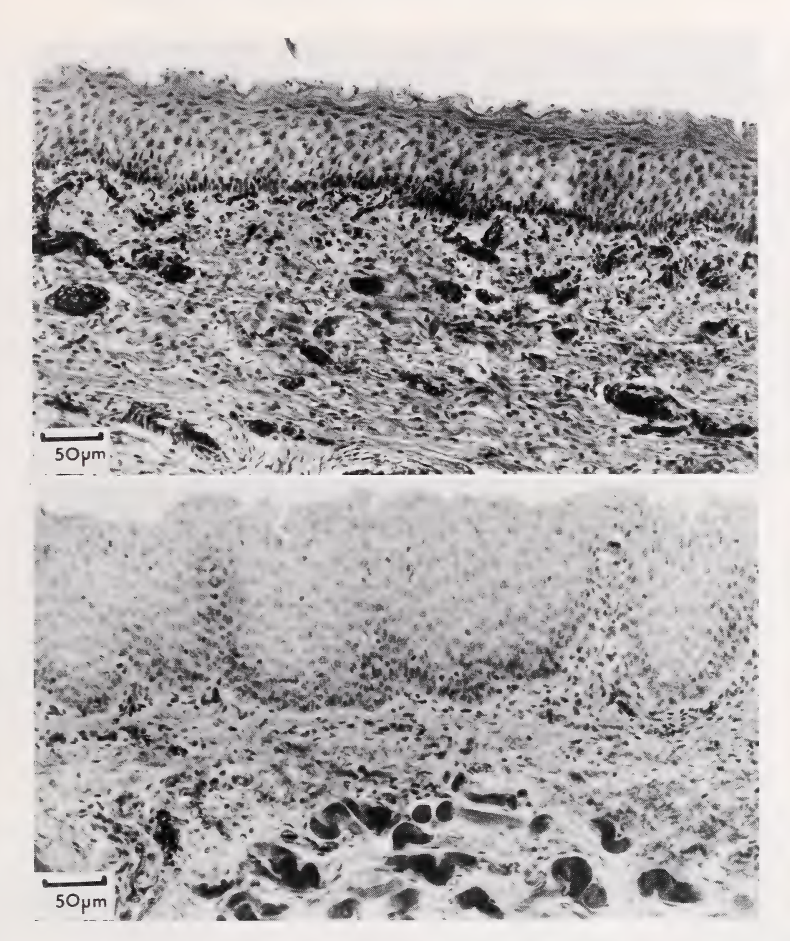


Fig. 1 (above). Section of prepuce transition zone B of newly born male Fallow deer showing narrow epidermis lacking in blood vessels. – *Fig. 2 (below).* Section of prepuce transition zone B of male Fallow deer one month old. Blood vessels can be seen growing into epidermis which has increased in thickness

Blood vessels are not apparent at this early stage (fig. 1). The sheath proper, region C, shows the typical structure of all male Fallow deer, namely a thin epidermis composed of flattened cells beneath which is largely fibrous material. Blood vessels are present in the fibrous dermis. In a deer examined in July (1 month old), the epidermis of region B has thickened and evidence of blood vessels passing into the epidermis is seen (fig. 2). These capillaries appear to be present in all male Fallow deer aged one month or older. They undergo changes during the pre-rut and rut period, these changes being associated with the epidermal hypertrophy and corrugation.

Five months

The gross morphological appearance of the prepuce at this age is similar to that of the new-born deer except for its larger size. The external region A of the prepuce of three Fallow deer killed on 20/21 October shows no obvious microscopic change from that seen in the younger animals. Histological examination of the transition zone B similarly shows little

change apart from an apparent slight keratosis (fig. 3) which may be due to a simple accumulation of shed sheath lining. There appears to be little activity in either sebaceous glands or sweat glands.

Nine to twelve months

In animals killed in March–May, differences in the transition zone B are seen when compared with younger animals. There is definite hypertrophy of the epidermis and some keratosis is usually present (fig. 4). Sebaceous glands appeared, on staining intensity, to be more active.

Twelve to fourteen months

Histological examination of the prepuces of four deer killed from 10 June to 21 July show that epidermal hypertrophy is still present in the transition zone but no hyperkeratosis was apparent. All these deer had growing antlers.

Fourteen to fifteen months

The macroscopic appearance of the prepuce is similar to that of the younger deer. Histological examination of the prepuce of a deer killed on 22 August and with skin-covered but hard antlers, revealed slight thickening of the epidermis of the transition zone but no keratosis whereas the prepuce of a deer killed on 14 August, and in which the skin covering the antlers was being shed, showed hyperkeratosis as well as epidermal thickening in this region. Sebaceous glands of both animals showed some activity but there was little lipid material actually secreted onto the surface of the epidermis and no indication of the extreme corrugation of the keratin seen in the adult pre-rut state.

Sixteen months

The prepuce of two deer, killed on 29 September and 1 October, again revealed no marked macroscopic change even though further histological changes have taken place in the transition zone. The epidermis in this region is strongly corrugated and overlain with many layers of keratin. Sebaceous glands show strong activity and some of the lipid secretion is present on the keratin. This corrugated mass is still contained within the distal portion of the sheath. The long hairs associated with the prepuce are not stained and there is no strong odour.

Seventeen months

The prepuce of a deer killed on 20 October, was everted and had a pungent smell. Histological examination of this prepuce revealed gross enlargement of the transition zone with accompanying hyperkeratosis and epidermal hypertrophy (fig. 5). The many layers of keratin are stained deep brown and covered with a layer of lipid material derived from the very active sebaceous glands, whose openings are located at the bases of the epidermal corrugations bearing the keratin.

The macroscopic external appearance of the prepuce, which was not everted, of a deer killed on 30 October was normal, but the inside distal 2 cm of the orifice was lined with dark brown keratinous papillae which appeared to be in the process of being shed. Histologically, this zone resembles the condition of the transition zone in the rut, many keratinous layers still overlying the epidermis. At the proximal end of the keratinous region, however, changes are observable and these consist largely of the levelling off and laying down of flat sheets of keratin by the epidermis (fig. 6).

The appearance of the transition zone of the prepuce of a deer killed on 9 November was similar to that of the previous animal, but the amount of keratosis seemed less.

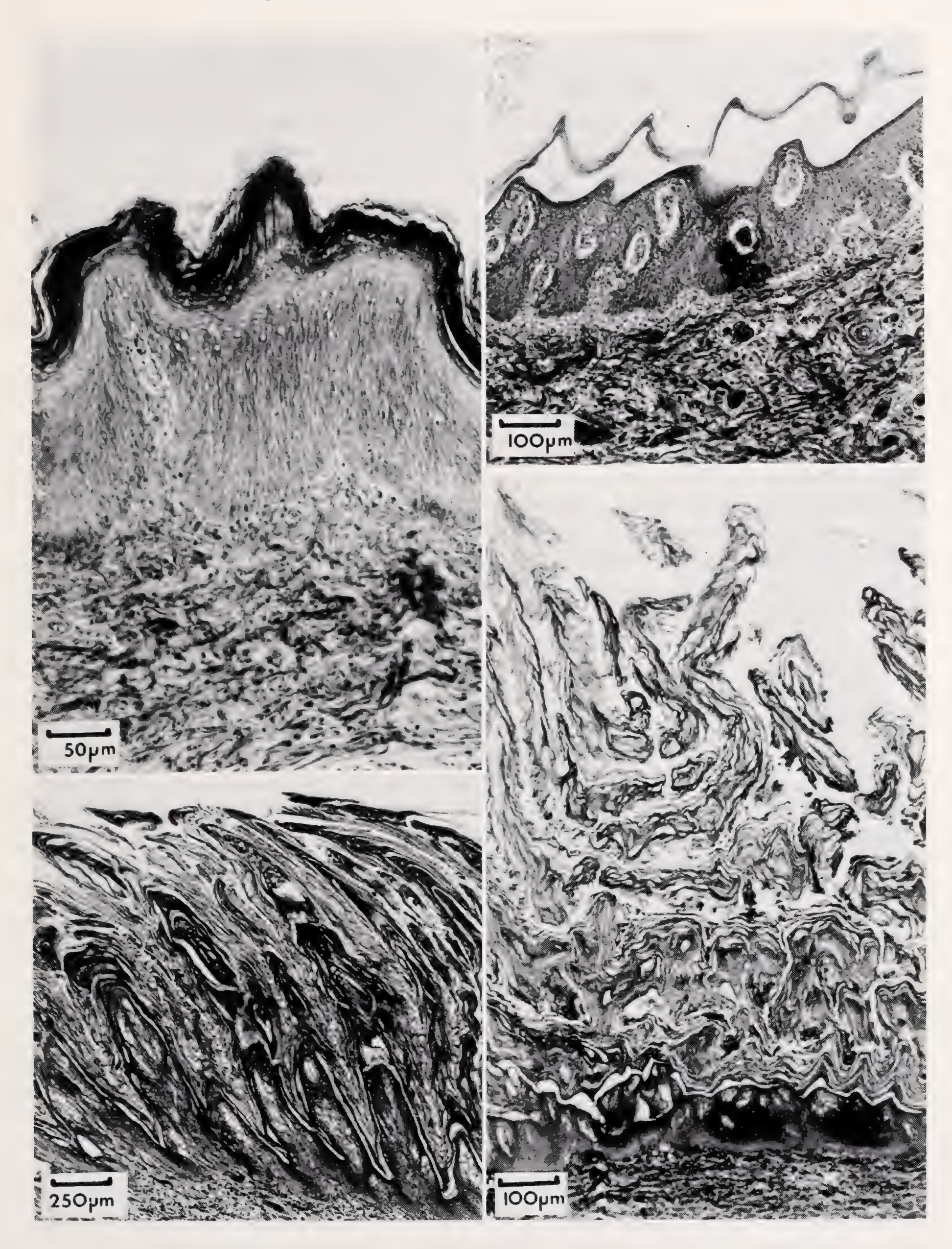


Fig. 3 (left above). Section of prepuce transition zone B of five month old male Fallow deer at time of first rut, showing slight keratosis. – *Fig. 4 (right above).* Section of transition zone B of prepuce of male Fallow deer killed in March when ten months old. Epidermal hypertrophy and some keratosis is seen. – *Fig. 5 (left below).* Section of prepuce of male Fallow deer killed 20 October when 17 months old, showing epidermal hypertrophy and hyperkeratosis of everted transition zone B. – *Fig. 6 (right below).* Distal region of prepuce of 17 month old male Fallow deer killed on 30 October showing thick layer of keratinous papillae separated from underlying epidermis by a flat layer of keratin overlying the epidermis now of normal thickness

Sebaceous glands in the animals that showed prepuce eversion and keratosis still showed activity as determined by staining methods. At the pre-rut and post-rut stages it is difficult to determine quantitatively the amount of lipid production and secretion. The general pattern of change seen in the young animals examined resembled closely that of post-rut mature bucks (KENNAUGH et al. 1977).

Eighteen months

The prepuces of four deer killed between 16 and 29 November were not everted, although the hairs associated with them were stained dark, particularly those originating closest to the orifice. The transition zone of each prepuce exhibited slight keratosis together with some hypertrophy of the epidermis, but this was much less marked than that in the prepuce of the deer killed on 9 November.

Nineteen to twenty-four months

Slight keratosis is still present in the transition zone of the prepuces of deer killed in December, January and March and there is also some evidence of epidermal hypertrophy in this zone. No evidence of keratosis was seen in a deer killed on 22 May and the preputial hairs of this animal were not stained dark. The sebaceous glands are typically the enlarged glands associated with this region of the prepuce but are not markedly active in terms of lipid production.

Discussion

The timing of the histological and gross morphological changes in the prepuce of immature Fallow deer corresponds to a large degree with the changes observed in the male organs of reproduction, and confirms that the prepuce is a secondary sexual character. No changes were detected in the prepuce of five-month-old deer killed in the second half of October, when adult animals are either at or approaching the peak of the rut. This lack of activity is supported by the absence of development in the male accessory organs of reproduction (CHAPMAN and CHAPMAN 1980) and the absence of spermatozoa in the testes (CHAPMAN and CHAPMAN 1970b). Male Fallow fawns are clearly sexually inactive at this time.

The first changes that were detected in the prepuce, apart from a general increase in size, occurred at 9–12 months of age. At this age the mean tubule diameter of the testes shows a marked increase in size and the pedicles are developing from the frontal bones (CHAPMAN and CHAPMAN 1980). Although the epidermis of the prepuce remains thickened, the keratosis is not apparent during the period of active antler growth and does not recommence until the antlers have matured and the skin covering them is being shed at about 15 months of age. These antler changes are known to be under the influence of androgens (CHAPMAN 1975) and so the hyperkeratosis is presumably also androgen dependent. Further confirmation for this view is the fact that the amount of keratinization gradually declines after the rut and is absent by the time the antlers are cast. The subsequent changes in the prepuce, which culminate with the eversion of the transition zone containing the enlarged sebaceous glands, are similar to those seen in adult Fallow deer prior to and at the start of the rut (KENNAUGH et al. 1977). In the young animal after the rut, there is every indication that the highly keratinized, everted mass of transition zone is withdrawn into the sheath before shedding of the papillae occurs. This is in contrast to the adult animal, where shedding of the papillae appears to occur before the transition zone is withdrawn.

The pattern of initial development, a pause, and then recommencement of activity is in agreement with the view that puberty in male Fallow deer commences at about 9 months, pauses and then recommences at about 15 months (CHAPMAN and CHAPMAN 1980).

According to HALTENORTH (1963) the presence of preputial glands is uncommon in ungulates and we have been unable to find any information on the post-natal development of such structures in these mammals. Although much has been written on the preputial glands of rodents, particularly mice and rats, these are discrete, sub-cutaneous organs which occur in both males and females and so are not entirely analagous to the diffuse cutaneous preputial gland of male Fallow deer. The preputial glands of male mice, however, do appear to attain their maximum size at around the time of puberty, when the testes also reach their maximum weight (BROWN and WILLIAMS 1972), although the hormonal responses of these preputial sebaceous glands are not necessarily identical with those of the cutaneous sebaceous glands (EBLING 1970). Nevertheless, it is generally accepted that the size and functional activity of sebaceous glands in many species of mammal are increased by androgens (STRAUSS and EBLING 1970).

The changes described above indicate that male Fallow deer are physiologically capable of breeding, and show at least some rutting characteristics, for the first time at about 17 months of age. Their fertility at this age has been proven (CHAPMAN and CHAPMAN 1975). A distinction must be drawn, however, between puberty and sexual maturity, the latter being defined as the time when the animal reaches its full reproductive power (ASDELL 1946), which in the Fallow deer means full participation in the rut. At the time of the rut, adult male Fallow deer defend a territory which is attended by the females. Yearling males may gather on the perimeter of these areas but do not set up a territory of their own. Attempts to mate with the female deer appear to be thwarted by the dominance of the mature rutting males (CHAPMAN and CHAPMAN 1975). A similar phenomenon occurs with Red deer *(Cervus elaphus)* which reach puberty between 9 and 15 months of age but do not partake fully in the rut until they are at least seven years old (LINCOLN 1971). At the time of the rut, female Fallow deer may congregate either to rest or feed away from the males' territories. Yearling males may also be present on these occasions and mounting, with attempts to mate, has been seen (CHAPMAN and CHAPMAN, unpubl. observ.). The exact part played by yearling Fallow deer in the fathering of offspring has still to be determined. The development of the preputial gland at the time of puberty and its seasonal increase in activity, together with eversion of the prepuce at the time of the rut, suggests that the gland has an important part to play in the sexual behaviour of Fallow deer. It has been postulated already that the function of the male Fallow deer's pungent rutty odour is to help synchronize the oestrous cycle (KENNAUGH et al. 1977). Alternatively, the odour could function as a means by which male conspecifics can assess their rival's status and so reduce overt aggression (COBLENTZ 1976).

Acknowledgements

We are most grateful to the following people for providing specimens: Mr. J. I. BESENT, Superintendent of Epping Forest, and Mr. A. QVIST, the former Superintendent; Mr. M. B. BROWN, Superintendent of Richmond Park, and Mr. G. J. THOMSON, the former Superintendent; Mr. and Mrs. W. BUCKINGHAM, Messrs. P. F. CURTIS, R. J. P. EDEN, V. FISHER, S. GOLDING, R. HART-DAVIS, R. P. LAURIE and J. A. MURRAY, Miss K. WHITWELL and the Essex Police. We thank the Carnegie United Kingdom Trust, the Natural Environment Research Council, the Nature Conservancy and the Research Fund of the University of London for financial support. Dr. G. HEIDEMANN kindly translated the summary into German.

Zusammenfassung

Entwicklung der Präputialdrüse von jungen Damhirschen (Dama dama Linnaeus) mit besonderer Berücksichtigung der Pubertät

Das Präputium neugeborener Damhirsche gleicht praktisch dem von adulten männlichen Tieren außerhalb der Brunft. Etwa 5 Monate alte Kälber, welche während der Brunftzeit erlegt wurden, zeigten keine morphologischen Veränderungen. Erst im Alter von etwa 9–12 Monaten, mit dem deutlichen Beginn des Wachstums der Geweihanlagen, traten erstmals Veränderungen in der Über-

gangszone des Präputiums auf in Form einer Epidermis-Hypertrophie und einer leichten Keratose. Während des beschleunigten Geweihwachstums, mit etwa 12–14 Monaten, war zwar noch die epidermale Hypertrophie, nicht aber eine Keratose zu beobachten. Hyperkeratose sowie Verdickung der Epidermis zeigten sich wieder mit etwa 15 Monaten, der Periode des Fegens der Basthaut. Mit 16 Monaten trat eine Wellung der Epidermis, überlagert von zahlreichen Keratinschichten, auf. Mit etwa 17 Monaten, zu einem Zeitpunkt, an dem männliche Damhirsche erstmals in Brunft kommen, vergrößerte und erweiterte sich die Übergangszone des Präputiums sehr deutlich in Verbindung mit einer Hyperkeratose und einer Epidermishypertrophie. Diese Veränderungen am Präputium stützen die Annahme, daß bei männlichen Damhirschen die Pubertät etwa im Alter von 9 Monaten einsetzt, dann pausiert und mit etwa 15 Monaten wieder einsetzt.

References

Asdell, S. A. (1946): Patterns of Mammalian Reproduction. New York: Comstock Publ. Co. Ltd.

Brown, J. C.; Williams, J. D. (1972): The rodent preputial gland. Mammal Rev. **2**, 105–147.

Chapman, D. I. (1975): Antlers – bones of contention. Mammal Rev. **5**, 121–172.

Chapman, D. I.; Chapman, N. G. (1970a): Development of the teeth and mandibles of Fallow deer. Acta theriol. **15**, 111–131.

— (1970b): Preliminary observations on the reproductive cycle of male Fallow deer (*Dama dama* L.). J. Reprod. Fert. **21**, 1–8.

— (1975): Fallow deer: their history, distribution and biology. Lavenham: Terence Dalton Ltd.

— (1980): Morphology of the male accessory organs of reproduction of immature Fallow deer (*Dama dama* L.) with particular reference to puberty and antler development. Acta anat. **108**, 51–59.

Coblentz, B. E. (1976): Functions of scent – urination in ungulates with special reference to feral goats (*Capra hircus* L.). Amer. Nat. **110**, 549–557.

Cowley, J. J. (1978): Olfaction and the development of sexual behaviour. In: Biological determinants of sexual behaviour. Ed. by J. B. Hutchison. Chichester: John Wiley & Sons.

Ebling, F. J. (1970): Steroid hormones and sebaceous secretion. Advances in Steroid Biochemistry and Pharmacology **2**, 1–39.

Grau, G. A. (1976): Olfaction and reproduction in ungulates. In: Mammalian Olfaction, Reproductive Processes and Behaviour. Ed. by R. L. Doty. New York: Academic Press.

Haltenorth, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere. Handbuch der Zoologie Bd. 8, Lief. 32, Teil 1, Beitrag **18**, 1–167.

Kennaugh, J. H.; Chapman, D. I.; Chapman, N. G. (1977): Seasonal changes in the prepuce of adult Fallow deer *(Dama dama)* and its probable function as a scent organ. J. Zool. (Lond.) **183**, 301–310.

Keverne, E. B. (1978): Olfactory cues in mammalian sexual behaviour. In: Biological Determinants of Sexual Behaviour. Ed. by J. B. Hutchison. Chichester: John Wiley & Sons.

Lincoln, G. A. (1971): Puberty in a seasonally breeding male, the Red deer stag (*Cervus elaphus* L.). J. Reprod. Fert. **25**, 41–54.

Müller-Schwarze, D. (1974): Social functions of various scent glands in certain ungulates and the problems encountered in experimental studies of scent communication. In: The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management. Ed. by V. Geist and F. Walther. Morges: Internat. Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Vol. **1**, 107–113.

Pocock, R. I. (1910): On the specialised cutaneous glands of ruminants. Proc. zool. Soc. Lond. (1910), 840–986.

— (1923): On the external characters of *Elaphus, Hydropotes, Pudu,* and other Cervidae. Proc. zool. Soc. Lond. 181–207.

Shorey, H. H. (1976): Animal Communication by Pheromones. New York: Academic Press.

Strauss, J. S.; Ebling, F. J. (1970): Control and function of skin glands in mammals. Memoirs Soc. Endocrinology **18**, 341–371.

Authors' addresses: Dr. D. I. and Norma G. Chapman, Larkmead, Barton Mills, Bury St. Edmunds, Suffolk IP28 6AA, England; Dr. J. H. Kennaugh, Department of Zoology, University of Manchester, Manchester M13 9 PL, England

Observations on the directional differences in homing ability of the rat-tailed bat, *Rhinopoma microphyllum* (Brunnich)

By Anil Wason and S. D. Misra

Department of Zoology, University of Jodhpur, India

Receipt of Ms. 29. 10. 1980

Wason (1978) studied the homing ability in four species of insectivorous bats in Jodhpur and found that the rat-tailed bat, *Rhinopoma microphyllum* (Brunnich) was endowed with the best homing efficiency; it was also observed that the homing ability in bats dissipated as the distance from the home site increased. It was of interest to investigate the effect of the direction of release on the homing efficiency in bats. In the present study an attempt has been made to understand the directional differences in the homing ability of *R. microphyllum*. The data collected are summarised and discussed in this report.

The experiments were carried out in August and September, 1980 at Jodhpur, located on the eastern fringe of the Great Indian Desert between 26°18′N latitude and 73°8′E longitude and 241 m above the sea level. The bats were collected from an old ruin situated about 14 km west of Jodhpur near a place called Bhimbharak and they were marked with luminous enamel paint. The bats released from each cardinal direction were marked with a different colour so as to recognise them easily after return. Thus, the bats released from the north were marked with yellow, while that from south, east and west were marked with blue, white and red colours respectively. Bats of the release series A were marked with a single straight line on the dorsal side of the neck, while those of the release series B and C were marked with two and three lines respectively. No banding was done. The bats were usually captured 2–3 hours prior to the sun set, and were transported to the point of release in closed tin containers with a provision for the circulation of fresh air. Evenings on which experiments were performed were carefully selected for the calm weather conditions. All the bats of a given experiment were released simultaneously within a span of 3–4 minutes by tossing them up into air. All releases were made between 20.00–21.00 hours. The home-site of the released bats was searched in the following mornings for three consecutive days to record the return of the marked bats.

The results summarised in the Table, indicate that homing performance in *Rhinopoma microphyllum* from four cardinal directions varied considerably. It was observed that at a release distance of 15 km (release series A), homing was poorest from the west and best from the south and the east. From a release distance of 30 km (release series B) homing was poorest from the north and best from the east, and from a release distance of 45 km (release series C), homing was poorest from the north and west, and best from the east. Thus, considering all the three releases, east was the most favourable direction of release from where maximum bat returns were recorded. Kramer et al. (1956, 1958) have given comparable information on pigeon, *Columba livia*, and reported that pigeons home better from some directions than from others. This supports our observations on *R. microphyllum*.

Mueller (1965) carried out homing experiments on bat *Myotis lucifugus* in Wisconsin and reported that although homing in *M. lucifugus* from four cardinal directions varied considerably, these directional differences were not statistically significant. Mueller performed his experiments from a distance of 8 km. We too observed that the directional differences in homing in *R. microphyllum* from a release distance of 15 km were statisti-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4605-0331 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 331–332

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Homing efficiency in *Rhinopoma microphyllum* from four cardinal directions

Release series	Release of Bats			Recovery of Bats				Total homing %
	Direc-tion	Date	Number	1st day after release	2nd day after release	3rd day after release	Total	
	Distance of release 15 km from the home site							
A	N	5th Aug. 80	16	9	2	–	11	68.8
	S	5th Aug. 80	16	11	1	–	12	75.0
	E	7th Aug. 80	20	14	1	–	15	75.0
	W	7th Aug. 80	20	12	–	–	12	60.0
	Distance of release 30 km from the home site							
B	N	25th Sep. 80	25	5	1	–	6	24.0
	S	25th Sep. 80	25	6	2	–	8	32.0
	E	26th Sep. 80	18	7	1	1	9	50.0
	W	26th Sep. 80	18	3	2	–	5	27.8
	Distance of release 45 km from the home site							
C	N	28th Sep. 80	12	–	–	–	–	0.0
	S	28th Sep. 80	12	–	1	–	1	8.3
	E	29th Sep. 80	12	–	2	1	3	25.0
	W	29th Sep. 80	12	–	–	–	–	0.0

cally nonsignificant, which is, thus, in agreement with the finding of MUELLER (1965), but, that from the release distances of 30 and 45 km were found to be statistically significant ($P < 0.05$).

The foregoing, thus, demonstrates that release from relatively shorter distances leads to more or less equal success in homing irrespective of the direction, but, as the release distance increases success in homing varies for the directions i.e., directional differences in homing become more pronounced and marked with the increase in the release distance. In our experiments, better homing from east in *R. microphyllum* might, perhaps, be due to the fact that the wintering site of *R. microphyllum* is located in this direction, where this species migrates circannually in October–November.

Acknowledgement

We are extremely thankful to the Council of Scientific and Industrial Research, New Delhi for providing financial assistance for this research work.

References

KRAMER, G.; PRATT, J. G.; SAINT PAUL, U. V. (1956): Directional differences in pigeon homing. Science **123**, 329–330.

KRAMER, G.; PRATT, J. G.; SAINT PAUL, U. V. (1958): Neue Untersuchungen über den „Richtungseffekt". J. Ornithol. **99**, 178–191.

MUELLER, H. C. (1965): Homing and distance orientation in bats. Z. Tierpsychol. **23**, 403–421.

WASON, A. (1978): Observations on homing ability of some insectivorous bats. Z. Säugetierkunde **43**, 305–306.

Authors' address: ANIL WASON and S. D. MISRA, Department of Zoology, University of Jodhpur, Jodhpur-342 003, India

Observations of hider-like mother-infant behaviour in the semi-domestic reindeer, *Rangifer tarandus tarandus* L. in northern Finland

By T. Helle

Receipt of Ms. 4. 5. 1981

Two distinct forms of integrated mother-infant behaviour may be observed in ungulates, referred to in German as the "Ablieger-Typ" und "Nachfolger-Typ" (Walther 1968), and in English as "hiders" and "followers" (Lent 1974). Postpartum mother-infant behaviour in typical hiders is characterized by long period of separation, allowing the infant to select its own hiding place independently, whereas the mother and infant in follower species tend to develop and early close following response.

Reindeer and caribou, genus *Rangifer*, are classified as typical follower species (Lent 1974). However, separation periods of various length between the female and her calf are reported in semi-domestic reindeer, *Rangifer tarandus tarandus* L. (e.g. Itkonen 1948; Espmark 1971). Pelosse (1977), describing the Finnish wild forest reindeer, *Rangifer tarandus fennicus* Lönnberg, mentions that the female is known to leave her calf alone for some time, and notes that a young calf will walk or run beside its mother, a feature which Walther (1968) regards as a characteristic of the hider species.

The following observations are concerned with exceptionally long separation periods between the female and her calf of the semi-domestic reindeer in northern Kittilä (68° N, 24° E), Finnish Lapland.

In the process of carrying out a survey of reindeer grazing areas in the reindeer herding district of Kyrö, in July 1979, the author, together with Mr. Veikko Vasama, was struck by the fact that the suckling female reindeer encountered at that time were very often moving about without their calves. When the question was taken up later with the head of the herding district, Mr. Eelis Autto, he replied that this had become a familiar pattern both during that summer and in certain summers previously. The following account of the separation of the female and her calf is based on his experiences.

Towards the end of June or the beginning of July, the reindeer belonging to the herding district tend to gather into herds of anything up to a thousand animals, preferably on the fells of Pallastunturi, on the western edge of the herding district. By this stage the calves are some 1–1.5 months old. Separation of the female and calf tends to occur most often in hot summers, when there are most insects about to irritate the reindeer. The separation process exhibits the following daily rhythm. The females spend the day-time escaping from the insects by gathering in tight, constantly moving herds on the tops of the fells. Such a herd would contain very few calves on a hot day, and it is for this reason that it would be pointless to drive the reindeer into a compound to brand the calves. In the evening, when the gadflies, Tabanidae, warble flies, *Oedemagena tarandi* L., and nostril flies, *Cephenomyia trompe* L. at least have ceased their flight with the cooling of the air, the female reindeer make their way down to the edge of the forest, where they left their calves in the morning. Once the females have located and given suck to their calves, they and the calves together go down to the mires at the foot of the fells for the night to feed. In the morning the reindeer return together to the tree-line, where the females once more leave

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4605-0333 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 333–334

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

their calves, while they themselves continue onto the fell tops. This separation can last up to 9 hours at a time, and the female reindeer will often wander several kilometres away from the place where she left her calf. The calves themselves spend the whole day lying in the same place, preferably in the shade of a clump of spruce trees. If a human being comes upon them, the calves will jump to their feet "only when you have practically stepped on them".

Espmark (1980) could not find any serious effects of maternal prepartum undernutrition on early mother-calf relationship in reindeer. On the other hand, it is well-known that reindeer fail to gain weight during the period of the worst harassment by insects, and calves in poor condition can even die in such circumstances. The social bond between the female and her calf is maintained as much by the calf as by the female (Espmark 1980). Thus it seems reasonable to suggest that the separation of the female from her calf would be a consequence of some weakening in the following response in the calf and in nursery activity on the part of the female as the animals tire. It is probable that this separation and hiding behaviour may be more economical for the calves than constant movement in an attempt to follow their mothers, which are, however, too nervous for nursing.

It is interesting to note that also the moose, *Alces alces* have some hider traits in mother-infant behaviour (Lent 1974), although it is classified in general as a typical follower species (e.g. Altmann 1956; Geist 1966). When the moose calves are young the mother, when disturbed, can leave them and the calves make no attempt to follow her (Flerov 1954; Leresche 1966; Lent 1974).

References

Altmann, M. (1956): Patterns of social behavior in big game. Trans. N. Amer. Wildl. Conf. **21**, 538–545.

Espmark, Y. (1971): Mother-young relationship and ontogeny of behaviour in reindeer (*Rangifer tarandus* L.). Z. Tierpsychol. **29**, 42–81.

— (1980): Effects of maternal pre-partum undernutrition on early mother-calf relationships in reindeer. In: Proc. 2nd Int. Reindeer/Caribou Symp., Røros, Norway, 1979. Ed. by E. Reimers; E. Gaare; S. Skjenneberg. Pp. 485–496.

Flerov, K. (1954): Musk deer and deer. Engl. transl., 1960. U. S. Dept. of Commerce. Clearinghouse for Federal Scientific & Tech. Information, Springfield, Va.

Geist, V. (1966): Some ethological observations on North American Cervids. Zool. Beiträge **12**, 219–251.

Itkonen, T. (1948): Suomen lappalaiset. 2. Porvoo-Helsinki. WSOY. Pp. 629.

Lent, P. (1974): Mother-infant relationships in ungulates. In: The behaviour of Ungulates and its relation to management. 1. Ed. by V. Geist; F. Walther. Morges, Switzerland, 1974. Pp. 14–55.

Leresche, R. (1966): Behavior and calf survival in the Alaskan moose. Master's thesis, University of Alaska.

Pelosse, J. (1977): Une observation sur le comportement de la mère et du vean chez le renne sauvage de forêt finlandais, *Rangifer tarandus fennicus* Lönnberg, 1909. Säugetierkdl. Mitt. **25**, 108–114.

Walther, F. (1968): Verhalten der Gazellen. Die Neue Brehm Bücherei. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.

Author's address: Dr. Timo Helle, Research Institute of Northern Finland, Koskikatu 18 A, SU-96 200 Rovaniemi 20, Finland

BEKANNTMACHUNG

III. International Theriological Congress in Helsinki, 15.–20. August 1982

Advance Programme of the Third International Theriological Congress has been issued. The Congress programme covers all important aspects of mammal research. Topical problems are discussed in selected plenary lectures, up to 30 pre-prepared symposia, open sections and informal workshops.

Following the main body of meetings, there will be four scientific tours, all led by professional mammalogists, to interesting parts of Finland. Simultaneously with the tours the Third International Reindeer/Caribou Symposium will be held on August 22–26 in Saariselkä Tourist Centre in Finnish Lapland.

The Organizing Comittee has worked in close cooperation with leading scientists in various branches of theriology in order to prepare all participants the opportunity to attend a maximum of interesting sessions while the chances for overlap have been minimized. They hope to provide a stimulating atmosphere and a comfortable stay for their guests at a time when the Finnish summer is often at its best.

The Advance Programme comprises details of the scientific programme, directives governing the announcement of papers, preparation of the abstracts and manuscripts, as well as general information about fees, travel, accommodation and social events, and is available upon request from

The Secretariat/ITC III
c/o University of Helsinki
Hallituskatu 8
SU-00100 Helsinki 10

BUCHBESPRECHUNGEN

Preuss, F.: **Medizinische Histologie.** Ein Lernprogramm. Teil 2. Zusammengesetzte Zellverbände. Pareys Studientexte Heft 15. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1979. 128 S., 19 Abb., Balacron brosch. DM 28,–. ISBN 3-489-75516-2.

Der zweite Teil des Lehrbuches „Medizinische Histologie" von Preuss behandelt in straffer und präziser Form „Die zusammengesetzten Zellverbände" als Baubestandteile der Organe. Ausgehend von der Notwendigkeit zur Stoffraffung werden dabei Zellverbände ähnlicher Grundkonstruktion gruppenweise zusammengefaßt (Hautgebilde, Drüsen, Gleithäute, Übergangszonen der Haut in Hohlorgane, Hohlorgane). Die Methode, Ähnliches zusammenzustellen, erleichtert zweifellos dem Anfänger den unmittelbaren Vergleich und die Differentialdiagnostik. Da auch der Übergang zwischen mikroskopischem und elektronenoptischem Bild bewußt herausgearbeitet wird, liegt sicher ein origineller und nützlicher neuer didaktischer Ansatz vor, der sich besonders in Anfängerkursen bewähren dürfte. Allerdings dürfte die Beschränkung auf diese Sicht der Dinge auch die Gefahr des Abgleitens in einen Schematismus in sich bergen. Die Lösung von historisch bedingten und überholten Darstellungsweisen ist jedenfalls ein mutiger Versuch, der nach den Erfahrungen des Referenten auch anderen Ortes bereits im Gange ist.

D. Starck, Frankfurt/M.

Papageorgiou, N.: **Population Energy Relationships of the Agrimi (Capra aegagrus cretia) on Theodorou Island, Greece.** Hamburg: Paul Parey 1979. Mammalia depicta, Beiheft 11, Z. Säugetierkunde. 56 S., 12 Abb., 22 Tab., Kart. DM 24,–. ISBN 3-490-21518-4.

Im Unterschied zu dem Fortschritt, der bei aquatischen oder gar „Laborökosystemen" erreicht wurde, begrenzen die Komplexität wie der Mangel an geeigneten Untersuchungstechniken die Aussage über den Energiefluß in terrestrischen Ökosystemen.

Diese Feststellung aus der Einleitung umschreibt das Ziel und, da dieses Ziel auch erreicht wurde, den besonderen Wert der Studie. Es geht dem Autor offensichtlich nicht allein um einen Zustandsbe-

richt über eine in ihrem Bestand bedrohte Tierart, sondern bevorzugt um das beispielhafte Angehen der oben genannten Wissenslücke. Bei der Darstellung der Beziehungen zwischen den Strukturelementen und dem Energiehaushalt der untersuchten Population Kretischer Wildziegen kommen ihm die ausgesprochen günstigen, „laborhaften" Bedingungen sehr entgegen. Auf der überschaubaren Insel lassen sich die Populationsparameter genau bestimmen. Alle 97 Wildziegen können gefangen und in allen Einzelheiten erfaßt werden. Ebenso kann die Vegetationsentwicklung der Insel, die Beanspruchung durch die Beweidung wie die dadurch bedingte starke Veränderung in der Artenzusammensetzung und -verteilung, nachvollzogen werden, da eine dicht benachbarte kleine, niemals beweidete Insel die Beurteilung der Klimaxgesellschaft der Vegetation erlaubt.

Beide Erhebungen zusammen machen die Berechnung des zur Verfügung stehenden Energieangebots und dessen Nutzung durch die Wildziegenpopulation möglich. In beispielhafter Weise kann so die für die Insel tragbare Dichte der Ziegenpopulation bestimmt werden. Damit wird natürlich auch ein wesentlicher Beitrag zur Erhaltung der Restbestände der Kretischen Wildziege geleistet.

H. Hoerschelmann, Hamburg

Grzimek, B.: **Einsatz für Afrika – Neue Erlebnisse mit Wildtieren.** Zürich, München: Kindler 1980. 260 S., 149 Abb., DM 68,–.

Der Verfasser schildert Beobachtungen an verschiedenen afrikanischen Tiergruppen und versucht so exemplarisch die Problematik des Naturschutzes in Afrika und das hierfür erforderliche Engagement aufzuzeigen. Doch allzu oft gerät die Darstellung zu einer reinen Erzählung über Personen und eigene Erlebnisse. Man vermißt mehr Information zu den angeschnittenen Problemen. Manche der zwar nicht immer neuen, aber stets faszinierenden Photos versöhnen einen mit dem fachlich nicht immer befriedigenden Text. Alles in allem ist das Buch wohl weniger für Biologen, als für interessierte Laien gedacht und zu empfehlen.

J. Lange, Berlin

Peters, H.; McNatty, K. P.: **The Ovary.** London – Toronto – Sydney – New York: Granada Publishing, 1980. 175 S., 80 Abb. im Text und auf 24 Tafeln, 22 Tab., £ 15,–.

Das Zusammenwirken der bekannten Reproduktionsbiologen Peters (vorwiegend entwicklungsbiologische und histologische Arbeiten) und McNatty (Endokrinologe) resultiert in einer fruchtbaren Synthese der Biologie des Säugetierovars. Veränderungen in der Organisation des Ovars werden mit seiner endokrinen Aktivität in Beziehung gesetzt und neue Erkenntnisse kurz und übersichtlich dargestellt. Kapitel über den Aufbau und die Entwicklung des Ovars im Embryo, dem präpubertären, dem adulten und dem senilen Tier werden durch Kapitel über die Follikelflüssigkeit, ovarielle Hormone, Kontrolle und Dynamik des Follikelwachstums, Ovulation, Corpus-luteum-Funktion und Follikelatresie ergänzt. 42 Seiten mit sorgfältig ausgewählter Literatur verdeutlichen die Quantität der Informationen und Hinweise im Text und machen das Buch zu einer wertvollen Arbeitshilfe.

U. Jüdes, Kulpin

Thenius, E.: **Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere.** Eine historische Tiergeographie. 2. völlig neubearb. Aufl. Stuttgart und New York: G. Fischer, 1980. 375 S., 112 Abb., 5 Tab. DM 74,–.

Acht Jahre nach Erscheinen der 1. Auflage hat Thenius nunmehr eine historische Tiergeographie für Säugetiere in neuer Auflage abgefaßt. War bereits die erste Fassung von grundsätzlichem Interesse, um einen Überblick zu erhalten über zeitliche und regionale Zuordnung fossiler Formen, historische Wanderwege und rezente Verbreitung, so ist es diese Neufassung in noch stärkerem Maße. Die Gliederung in einen allgemeinen und einen speziellen Teil ist beibehalten, wesentliche Abschnitte sind umgestaltet, erweitert und inhaltlich modernisiert. Im allgemeinen Teil wird auf Aufgaben, Grundlagen, Methoden und Terminologie der Biogeographie und Paläobiogeographie eingegangen und auf deren Bedeutung für die Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Eiszeiten und Landbrücken, Kontinentalverschiebungen, heutige Ozeane und Kontinentalbildung werden dargelegt. Der spezielle Teil, in drei Abschnitte gegliedert, geht von der gegenwärtigen Situation aus und beginnt mit der tiergeographischen Großgliederung und Abgrenzung der Regionen, Subregionen und Übergangsgebiete. Es folgt die Besprechung und Zuordnung der rezenten Faunenelemente zur australischen, neotropischen, nearktischen, paläarktischen, äthiopischen und orientalischen Region. Anschließend werden mesozoische, tertiäre und pleistozäne Säugetiere der Kontinente abgehandelt. Es folgt ein Kapitel zur Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. In den Darlegungen sind Monotremata, Dermoptera, Chiroptera und Tubulidentata neu aufgenommen, so daß mit Ausnahme der Hominiden alle Ordnungen erfaßt sind. Gegenüber der 1. Auflage sind Abbildungen entfallen und durch neue ersetzt, zum Teil sind alte Darstellungen vorteilhaft verändert. Der Gesamtumfang ist um 30 Seiten erweitert. Auch diese Auflage ist in klarer und deutlicher Sprache abgefaßt und wird mit Sicherheit großen Anklang finden.

D. Kruska, Hannover

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 212,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 39,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland inkl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Vol. 46 (6), 337–400, Dezember 1981 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

To our Readers – An unsere Leser I

Häussler, Ursel; Möller, Evelyn; Schmidt, U.: Zur Haltung und Jugendentwicklung von *Molossus molossus* (Chiroptera). – Juvenile development and laboratory care of *Molossus molossus* (Chiroptera) 337

Tiba, T.: Jahreszeitliche Schwankung der Spermatogenese des Japanischen Makaken *(Macaca fuscata)* in Gefangenschaft, insbesondere im Vergleich mit freilebenden Gruppen. – Annual fluctuations in the spermatogenesis of captive Japanese Monkeys *(Macaca fuscata)*, especially in a comparison with free-ranging troops 352

Zegeren, K. van; Oortmerssen, G. A. van: Frontier disputes between the West- and East-European house mouse in Schleswig-Holstein, West Germany. – Grenzstreitigkeiten zwischen der west- und der ost-europäischen Hausmaus in Schleswig-Holstein, Bundesrepublik Deutschland 363

Dieterlen, F.; Statzner, B.: The African rodent *Colomys goslingi* Thomas and Wroughton, 1907 (Rodentia: Muridae) – a predator in limnetic ecosystems. – Die afrikanische Waldbachmaus *Colomys goslingi* Thomas and Wroughton, 1907 (Rodentia: Muridae) – eine räuberisch lebende Art an Fließgewässern 369

Majluf, Patricia; Trillmich, F.: Distribution and abundance of sea lions *(Otaria byronia)* and fur seals *(Arctocephalus australis)* in Peru. – Verbreitung und Häufigkeit des Seelöwen *(Otaria byronia)* und Seebären *(Arctocephalus australis)* in Peru. 384

Wissenschaftliche Kurzmitteilungen

Kaltwasser, Maria-Th.; Schnitzler, H.-U.: Echolocation signals confirmed in rats. – Echoortungslaute für Ratten bestätigt 394

Skarén, U.: Listeriosis killing wood lemmings, *Myopus schisticolor* Lilljeborg. – Listeriose tötet Waldlemminge, *Myopus schisticolor* Lilljeborg 395

Bekanntmachung 396

Buchbesprechungen 398

Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z.Hd. Priv.-Doz. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

 – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holst.

Z. Säugetierkunde 46 (1981) 6, 337–400
InterCode: ZSAEA 7 46 (6), 337–400 (1981)

Mit einer Beilage des Gustav Fischer Verlages, Stuttgart, und einer Beilage des Verlages Paul Parey

Zur Haltung und Jugendentwicklung von *Molossus molossus* (Chiroptera)

Von URSEL HÄUSSLER, EVELYN MÖLLER und U. SCHMIDT

Aus dem Institut für Biologie III der Universität Tübingen und dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 6. 3. 1981

Abstract

Juvenile development and laboratory care of Molossus molossus (Chiroptera)

Studied were the physical and behavioral aspects of the juvenile development of *Molossus molossus* (Molossidae) in captivity. In addition, observations were made concerning appropriate laboratory conditions and care for this species.

Data about weight, length of forearm, 5th finger and shank are presented. The neonatal development of *M. molossus* is precocious in several features, e.g. the newborns are extremely agile und their eyes and auditory meatus are open. Juveniles are suckled up to an age of 65 days. Growth of the forearm is almost completed at an age of 60 days.

Isolated juveniles emit isolation sounds which are altered in frequency composition during the course of development. Mother-infant-interactions are highly restricted to their own offspring in *M. molussus;* this is in contrast to another molossid bat, *Tadarida brasiliensis.*

M. molossus prefers relatively high ambient temperatures (26°–31 °C); a decline in temperature, or a lack of food, may lead to lethargy. Juveniles up to an age of 20 days have only a very limited capacity for temperature regulation.

Einleitung

Molossus molossus (Pallas, 1766)[1] ist eine in der tropischen und subtropischen Region Mittel- und Südamerikas verbreitete Fledermausart der Familie Molossidae. Während ihre Aktivitätsperiodik gut untersucht ist (z. B. Timing der Flugaktivität im Freiland: ERKERT 1978; Circadianperiodik unter konstanten Beleuchtungsbedingungen: KRACHT 1979), liegen zur Biologie dieser häufig anzutreffenden Fledermaus nur wenige Einzeldaten vor (z. B. MCNAB und MORRISON 1963; STARRETT und DE LA TORRE 1964; VALDIVIESO 1964; FREEMAN 1979).

Informationen über die ökologische Situation und Strategie der Art müßten im Freiland gewonnen werden. Da Haltung und Aufzucht von *M. molossus* relativ unproblematisch sind, bietet sich jedoch die Möglichkeit, erste Erfahrungen und Kenntnisse unter Gefangenschaftsbedingungen zu sammeln. Im folgenden werden Haltungshinweise gegeben sowie die Jugendentwicklung und einige Verhaltensweisen von Jungtieren beschrieben. Dadurch wird gleichzeitig der Vergleich mit hinsichtlich ihrer Jugendentwicklung bereits untersuchten Arten der Gattung *Tadarida* (Molossidae) – auch unter phylogenetischem Aspekt – möglich.

Material und Methode

Ingesamt standen 45 Wildfänge aus Kolumbien (El Colegio, 4° 35′ N, 74° 27′ W) und deren Nachkommenschaft zur Verfügung. Für die Untersuchung der postnatalen Entwicklung wurden 15 Jungtiere herangezogen, die von Geburt an jeweils mit der Mutter in Einzelkäfigen untergebracht waren.

[1] Auch beschrieben als *Molossus major* (Kerr, 1792).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4606-0337 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 337–351

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Neben der täglichen Kontrolle des Körpergewichtes und der Fellentwicklung wurde jeden 3. Tag die Länge des Unterarmes, des 5. Fingers und des Unterschenkels der Jungtiere mit einer Schieblehre gemessen. Diese bei Fledermäusen häufig zur Charakterisierung des Wachstums verwendeten Maße bieten die Möglichkeit zum Vergleich mit anderen Arten. Unterarmlänge und Länge des 5. Fingers ließen sich auf der Unterseite des entfalteten Flügels abnehmen (von der Ellenbogenspitze bis ans Handgelenk ohne Carpalia bzw. von der Fingerspitze bis zu den Carpalia). Da die Gesamtkörperlänge am lebenden Tier nur ungenau bestimmt werden kann, wurde auf diese Angabe weitgehend verzichtet.

Verhaltensbeobachtungen wurden in erster Linie an einer Gruppe von 4 Weibchen mit Jungen (3,1) durchgeführt, die in einem 110 × 75 × 40 cm großen Käfig bei ca. 26 °C Umgebungstemperatur und einem Licht-Dunkel-Wechsel von 12:12 Stunden gehalten wurden. Alle 4 Jungtiere kamen innerhalb von 7 Tagen zur Welt. Beobachtet wurde täglich 1–2 Stunden direkt oder über eine Infrarot-Fernsehanlage (Grundig FAE 70 mit Multidioden-Vidikon) während der Aktivitätsphase der Tiere. Lautäußerungen der Jungtiere wurden mit einem Tonbandgerät (Uher Report 2000) aufgezeichnet und klangspektographisch ausgewertet (Kay-Electric 7029 Sonagraph). Bei allen Körpertemperaturwerten handelt es sich um Angaben der Nackentemperatur, gemessen mit einem Widerstandsthermometer (Ultrakust, Thermophil).

Ergebnisse

Haltung

Unterbringung

M. molossus gehört zum Typ der geradlinig und schnell fliegenden Fledermäuse, die in der Zone über den Baumgipfeln Insekten jagen (Vaughan 1970; McNab 1971). Als hochspezialisierte Flugjäger benötigt diese Art trotz geringer Körpergröße (Gesamtlänge ca. 10 cm) viel Raum, um vollen Flug entfalten zu können. In Käfigen (180 × 100 × 60 cm) werden nur vereinzelt Flugversuche unternommen. Längere Käfighaltung führt zu starker aber reversibler Beeinträchtigung der Flugfähigkeit. Trotzdem schränkt fehlende Flugmöglichkeit Molossiden weniger ein als andere Fledermäuse, da sie gewandt laufen und klettern können. Die Unterbringung in Drahtgitterkäfigen, die als Verstecke bzw. Schlafplätze zum Beispiel Sackleinenstücke, Hohlblocksteine, Höhlenbrüter-Nistkästen und Rindenstücke enthalten, hat sich als günstig erwiesen. Natürliche Tagesquartiere sind vor allem Fels- und Mauerspalten sowie Hohlräume unter Dachziegeln. Kock (1977) bezeichnet *M. molossus* als petrophile Art, die – wie die meisten Molossiden – als Anpassung an die Fortbewegung in engen Felsspalten auf der Körperoberseite Vibrissen besitzt. Auch in Gefangenschaft bevorzugt *M. molossus* enge Schlupfwinkel, die vertikale oder horizontale Kontaktfläche bieten; freihängende Schlafhaltung nehmen nur kranke oder geschwächte Tiere ein.

M. molossus ist eine im sozialen Verband lebende Art. Allerdings sind adulte Männchen untereinander fast immer unverträglich und können nicht zusammen gehalten werden. Für die Käfighaltung eignen sich Haremsgruppen aus einem adulten Männchen, mehreren adulten Weibchen und deren Nachkommenschaft bis zur Geschlechtsreife. Das Haremsmännchen markiert die Gruppenmitglieder sowie bestimmte Stellen des Käfigs (Futerschüssel, Eingang zum Tagesquartier u. a.) mit dem wässrigen Sekret seiner Kehldrüse. Fremde männliche Artgenossen und artfremde „Eindringlinge“ wie Labormäuse oder die Hand des Pflegers werden bedroht und angegriffen.

Die Koloniestärke im Freiland beträgt nach Beobachtungen von Erkert (1978) und McNab und Morrison (1963) meist bis zu 100 Individuen. Es ist denkbar, daß kleine polygame Familienverbände in ausgedehnten Tagesquartieren zusammenleben, wie dies Stubbe (1969) bei *M. ater* fand.

Ernährung im Labor

Das abwechslungsreiche natürliche Nahrungsspektrum, das hauptsächlich verschiedene Coleopteren und Dipteren umfaßt (Howell und Burch 1974), kann durch vitaminergänzte Mehlwurmkost ersetzt werden, ohne daß Mangelerscheinungen auftreten. Allenfalls könnte die zeitweilige Krampfneigung der Rumpf- und Extremitätenmuskulatur bei

laktierenden Weibchen und Jungtieren in der Entwöhnungsphase durch einen ernährungsbedingten Calciummangel verursacht sein, da Calciumgaben in Form von Futterkalk stets innerhalb weniger Tage Heilung brachte.

Trotz guter Eignung als Ersatznahrung werden in Futterschüsseln angebotene Mehlwürmer von neuen Wildfängen zunächst nicht angenommen. In unserem Labor führte Anfüttern von Hand innerhalb von 1–2 Wochen zum Ziel; in Ausnahmefällen erst nach 2 Monaten. Die beste Tageszeit dazu ist der Beginn der Dunkelphase, wenn die Tiere voll aktiv sind und einen Schwerpunkt der Nahrungsaufnahme besitzen, wie Registrierungen der Freßaktivität über Infrarot-Lichtschranken zeigen.

Zunächst werden sie in der Hand gehalten und mit Hilfe einer Pinzette oder von Hand gefüttert. Das Zupacken der Fledermäuse hat anfangs mitunter rein aggressiven Charakter. Die von der angebissenen Larve ausgehenden Nahrungsreize bringen das Freßverhalten jedoch schnell in Gang und die Mehlwürmer werden nacheinander schnell und schmatzend gefressen. In der nächsten Phase der Anfütterung wird die Fledermaus im Futternapf mit der Pinzette gefüttert, wobei eine „Prägung" auf die von oben kommende Pinzette vermieden werden sollte. Dies kann dadurch geschehen, daß man die Pinzette durch Überkleben des Metalls reizärmer macht und versucht, das Tier von vorne zu füttern. Schließlich häuft man vor der fressenden Fledermaus Mehlwürmer an und belohnt jeden Versuch des Zupackens mit einem Mehlwurm. Schmatzgeräusche von Artgenossen stimulieren das Freßverhalten. Fressen die Neulinge dann augenscheinlich selbständig, sind noch für einige Zeit regelmäßig Kontrollen des Ernährungszustandes zu empfehlen (alle 2 Tage), da sie die für sie untypische Art der Nahrungsaufnahme öfters „vergessen" und trotz Futterangebots ad libitum verhungern würden.

Die mittlere Tagesration adulter *M. molossus* beträgt 15–20 Larven (ca. 2,5 g) bei einem durchschnittlichen Körpergewicht von 15,1 g (s = ± 0,1; n = 30 ♀♀, Umgebungstemperatur 25 °C). Die bei von-Hand-Fütterung aufgenommene Nahrungsmenge geht weit über diesen Durchschnittswert hinaus.

Umgebungstemperatur und Thermoregulation

Um die Vorzugstemperatur von *M. molossus* in der Ruhezeit zu ermitteln, wurden Selbstwahlversuche durchgeführt. Dazu wurden 4 adulte Fledermäuse in einem Käfig untergebracht, an dessen Decke sich 10 nebeneinander angeordnete Fächer befanden, die durch einen Wärmestrahler so beheizt wurden, daß in ihnen ein Temperaturgefälle zwischen 20 °C und 33 °C auftrat. Über einen Zeitraum von 20 Tagen wählten die Tiere immer das Fach als Tagesschlafplatz, in dem die Umgebungstemperatur zwischen 26 °C und 31 °C lag. In uns bekannten Tagesquartieren tolerieren *M. molossus* bei direkter Sonneneinstrahlung zeitweilig extrem hohe Temperaturen, genaue Meßwerte liegen jedoch bisher nicht vor. Die Nachttemperaturen im bisher bekannten Verbreitungsgebiet unterschreiten 20 °C normalerweise nicht. Die Fledermäuse lassen sich bei konstanter Umgebungstemperatur zwischen 24 °C–27 °C gut halten.

Ungestörte *M. molossus* können bei diesen Haltungstemperaturen tagsüber mehrere Stunden in Lethargie gehen, d. h. sie reduzieren bei herabgesetzter Körpertemperatur ihren Stoffwechsel und weisen eine deutlich geringere Reaktionsfähigkeit auf. Auch auf Nahrungsentzug und Kälteeinwirkung reagieren sie mit ausgedehnten Lethargiephasen während ihrer Ruhezeit: eine gut eingewöhnte Gruppe von 7 Tieren (1,6) überstand einen 3stündigen Aufenthalt bei 13 °C ohne Schaden. Die Fledermäuse schlossen sich eng zusammen und hatten bei Versuchsende ihre Körpertemperatur von durchschnittlich 32,5 °C auf jeweils 28 °C abgesenkt. Alle Tiere waren deutlich lethargisch. Während des Aufwachvorganges konnten sie ihre Körpertemperatur unter starkem Muskelzittern um maximal 1 °C/min erhöhen.

Tadarida brasiliensis (Molossidae) zeigt Lethargie auch im natürlichen Tagesquartier

(Goodwin 1979); für *M. molossus* fehlt dieser Nachweis. Der Anpassungswert dieses Merkmals und seine phylogenetische Herkunft werden verschieden gedeutet (Twente und Twente 1964; McNab 1969). Nach McNab stellt die Fähigkeit, in Lethargie zu gehen, eine effektive Möglichkeit dar, den bei kleinen Säugern mit insectivorer Ernährungsweise extrem hohen Energiebedarf zu reduzieren.

Der bei isolierten Jungtieren bis zum Alter von etwa 20 Lebenstagen schon bei mäßiger Kältebelastung (30 min bei 20 °C Umgebungstemperatur, Abb. 1) auftretende Abfall der Körpertemperatur ist jedoch auf Auskühlung der Tiere zurückzuführen und nicht mit

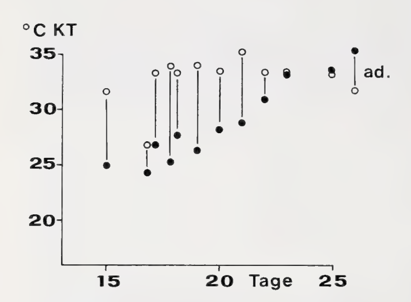


Abb. 1. Entwicklung der Thermoregulation eines *Molossus molossus.* Änderung der Körpertemperatur (KT) durch 30minütige Kältebelastung bei 20 °C Umgebungstemperatur. ○ = Versuchsbeginn, ● = Versuchsende

einer Lethargie gleichzusetzen. Im Unterschied zum lethargischen erweist sich der hypotherme Zustand nur durch externe Energiezufuhr (z. B. Wärme) als reversibel, nicht aber durch die thermoregulatorische Kapazität des Tieres selbst. Um den 20. Lebenstag – mit Ausbildung des Haarkleides – verbessert sich die Fähigkeit zur Regulation der Körpertemperatur rasch. Im Alter von 4 Wochen, möglicherweise sogar früher, können Jungtiere in Lethargie gehen: eine Gruppe von 4 Müttern mit Jungen im Alter von 30–38 Tagen wurde bei einer Umgebungstemperatur von 24 °C lethargisch. Nach dem Entfernen der Mütter erhöhten die dann voneinander getrennt gehaltenen Jungtiere ihre Körpertemperatur bei gleichbleibender Umgebungstemperatur innerhalb von 10 min von durchschnittlich 29 °C auf 35 °C, wobei Muskelzittern auftrat.

Fortpflanzung von *M. molossus*

Tragzeit und Geburt

In gut harmonierenden Haremsgruppen bringen die Weibchen in der Regel einmal jährlich (ausnahmsweise auch zweimal im Jahr) ein einzelnes Junges zur Welt. In Abb. 2 sind alle im Labor verzeichneten Geburten nach ihrem jahreszeitlichen Auftreten aufgeführt. Die

Mütter	Geburten											
Tragende Wildfänge				20*					(4) 27			
Wildfänge Kop. in Gef.					4							
Nachzucht v. Wildf.			(2)	2								
Monat	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D

Abb. 2. Jahreszeitliche Verteilung der Geburten bei *Molossus molossus.* ( ): Frühgeburten; *: Die Mütter dieser Tiere stammen aus einer *Molossus molossus*-Kolonie in Restrepo (Kolumbien: 4° 16′ N, 73° 34′ W). Alle übrigen Muttertiere stammen aus El Colegio. ▒: Regenzeiten im Fanggebiet El Colegio

Gipfel der deutlich biphasischen Geburtenverteilung fallen zeitlich mit dem Einsetzen der Regenzeiten im Verbreitungsgebiet zusammen. Dies gilt vor allem für den Geburtstermin bereits tragender Wildfänge; aber auch nachgezüchtete Weibchen gebären im entsprechenden Zeitraum. An Hand der Häufigkeit von Begattungen, gesangsähnlichen Rufen der ♂♂

zur Abendzeit und der Hodengröße kann man für die ♂♂ eine Brunstphase von Dezember bis Februar und eine zweite im Juli annehmen. Die Tragzeit von *M. molossus* liegt unter 12 Wochen, wahrscheinlich zwischen 11–12 Wochen. Ebenso lang trägt *Tadarida brasiliensis cynocephala* (SHERMAN 1937). *M. ater*, eine große Art, hat eine Tragzeit von mehr als 12 Wochen (eigene Beobachtung).

Trächtige Tiere sind bereits 1½ Monate vor der Geburt am vergrößerten Leibesumfang zu erkennen. In den letzten Trächtigkeitstagen entwickelt sich vor der Vulva eine etwa pfenniggroße kahle Stelle (Abb. 3). Die Geburten finden bevorzugt in den frühen Morgenstunden statt. Die Austreibung der Frucht geht sehr schnell vonstatten; sie konnte bisher nicht vollständig beobachtet werden.

Das Neugeborene beginnt sofort mit der Suche nach einer Zitze. Alle normal entwickelten Jungen hatten bereits die Zitze gefunden, bevor die Nachgeburt abging. Über die Behandlung der Nachgeburt lassen sich keine eindeutigen Aussagen machen. Meist bleibt sie von der Mutter unbeachtet am Jungtier hängen und trocknet allmählich ab (innerhalb eines Tages). Ausnahmsweise werden jedoch Jungtiere direkt nach der Geburt abgenabelt vorgefunden; die Nachgeburt fehlt, so daß vielleicht bei völlig ungestörtem Geburtsvorgang das Abnabeln und Fressen der Nachgeburt das Normalverhalten darstellt.



Abb. 3. Hochtragendes *Molossus molossus*-Weibchen wenige Tage vor der Geburt. Die kahle Stelle vor der Vulva ist bereits ausgebildet

Während der ersten Stunden nach der Geburt bleiben Mutter und Junges in engem Kontakt, wobei das Junge meist an der Zitze festhaftet. Das Muttertier säubert 1–2 Stunden lang ihr Fell und die Schwanzflughaut von Fruchtwasser und Blut, zwischenzeitlich beleckt sie kurz das Junge. Dieses putzt sich nach der ersten Nahrungsaufnahme mit koordinierten Bewegungen: Sich-Lecken, Kratzen mit dem Fuß, Flügelstrecken. Bei Verlust des Körperkontaktes zur Mutter äußert es Stimmfühlungslaute (isolation calls, s. unten).

Das Neugeborene

Neugeborene *M. molossus* (Abb. 4) sind körperlich weit entwickelt. Ihre Gesamtlänge hat mit 57,5 ± 3 mm (n = 7) bereits die Hälfte der der Adulten überschritten (96,7 ± 2 mm, n = 17). Das Körpergewicht beträgt fast ¼ des Gewichtes gut ernährter adulter ♀♀. Für *T. brasiliensis* gibt SHORT (1961) ein relatives Geburtsgewicht von ca. ⅕ an.

Neugeborene *M. molossus*-Männchen sind schwerer als Weibchen (♂♂ : 3,9 ± 0,3 g, n = 8; ♀♀ : 3,3 ± 0,2 g, n = 12; $p<0{,}001$). Tiere mit weniger als 3 g Geburtsgewicht überlebten nicht. Die durchschnittliche Unterarmlänge beträgt mit 17,0 ± 1,0 mm (n = 7) 44,6 % der Unterarmlänge adulter (38,1 ± 0,6 mm, n = 15).

Neugeboren können die Jungen bereits klettern und sich mit den Zehenkrallen der gut entwickelten Hinterextremitäten im Hang an der Käfigdecke festhalten. Canini und Incisivi des Milchgebisses sind ausgebildet (1 bzw. 2 pro Kieferhälfte), Augen und Gehörgang geöffnet. Neben den für Molossiden charakteristischen Vibrissen an Daumen, Zehen und dorsalem Beckenrand (KOCK 1977) sowie kurzen Borsten auf der Oberlippe und an den Zehen, die zum Putzapparat gehören, ist eine kaum sichtbare, feine Behaarung am Rumpf festzustellen. Die Haut erscheint auf der Ventralseite noch transparent; Kopf, Rücken und Extremitäten sind schwach pigmentiert.

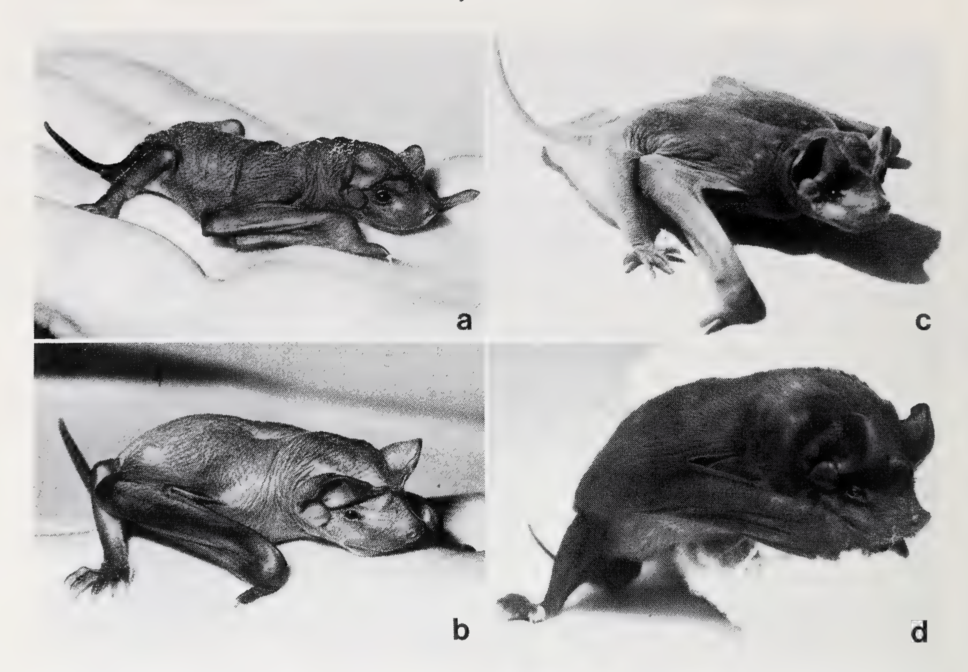


Abb. 4. Jungtier von *Molossus molossus* *a* = 1 Tag alt; *b* = 12 Tage alt; *c* = 22 Tage alt, das Fellwachstum beginnt; *d* = 6 Wochen alt, das Haarkleid ist voll ausgebildet

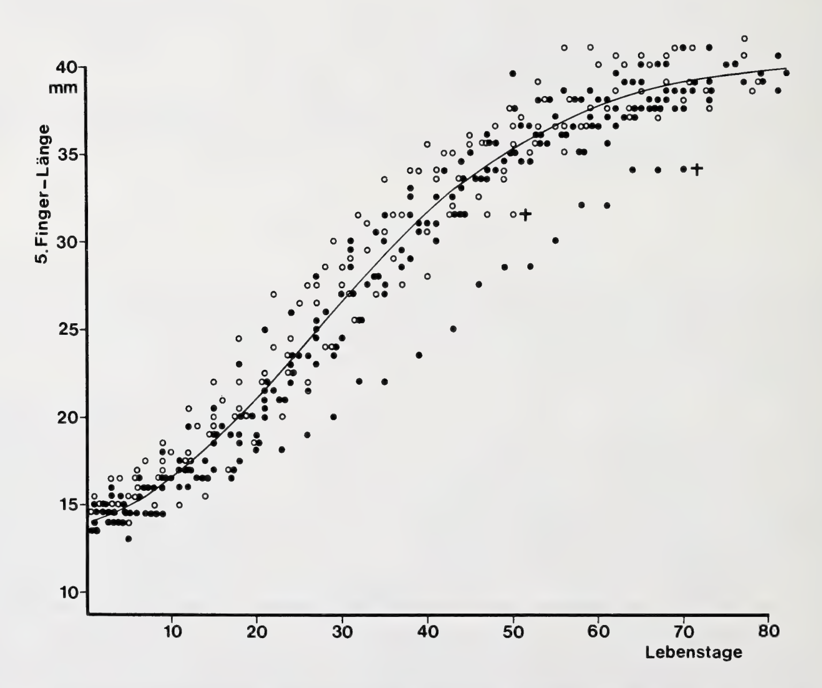


Abb. 5. Längenentwicklung des Unterarms von *Molossus molossus.* (n = 15, ○ = ♂, ● = ♀); Einzelwerte mit Näherungskurve

Jugendentwicklung

Längenwachstum und Gewichtszunahme

Wie den Abbildungen 5, 6 und 7 zu entnehmen ist, weisen das Längenwachstum von Unterarm und 5. Finger sowie die Gewichtszunahme während der ersten zwei Monate der Entwicklung einen typisch exponentiellen Verlauf auf. In der Hauptwachstumsphase nimmt der Unterarm vom 10. bis zum 30. Lebenstag um 10 mm an Länge zu; vom 60. bis zum 80. Lebenstag beträgt der Zuwachs nur noch 0,5 mm.

Adulte Wildfänge hatten eine Unterarmlänge von 39,9 ± 1,0 mm (♂♂, n = 8). bzw. 38,1 ± 0,6 mm (♀♀, n = 15). Diese Werte stimmen mit Angaben von Starrett und De La Torre (1964) gut überein. Bei der Aufzucht im Labor blieben einige Tiere unter diesen Maßen (Abb. 6); zudem waren die Geschlechtsunterschiede in der Unterarmlänge nicht immer deutlich.

Im Gegensatz zu den Vorderextremitäten sind bei *M. molossus* die Hinterextremitäten bereits bei Geburt stark entwickelt und nehmen während der Jugendentwicklung nur noch wenig an Größe zu (Abb. 8).

Fellwachstum

Mit der Haarentwicklung geht ab dem 8. Lebenstag eine der späteren Fellfarbe entsprechende Pigmentierung der Haut einher. Frühestens ab dem 16. Lebenstag durchstößt das Deckhaar die Epidermis. Das Fellwachstum beginnt in der Brust-/Bauchregion und an den Schultern und geht schließlich auf die gesamte Rückenpartie über. Die Abbildungen 4b und 4c zeigen Jungtiere im Alter von 12 bzw. 24 Tagen. Beim einmonatigen Jungtier ist die Felldecke meist schon geschlossen. Das kurze, samtige Fell hat auf dem Rücken schwärzlich graue, auf der Körperunterseite bräunliche bis fast hellgraue Färbung. Bei voll entwickeltem Haarkleid ist die einzelne Haarbasis stets hell gefärbt, die Haarspitze im

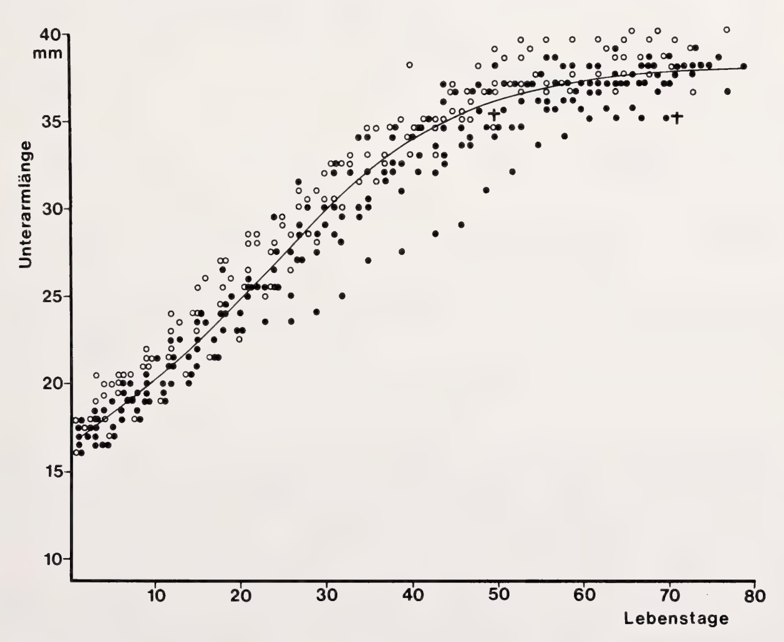


Abb. 6. Längenentwicklung des 5. Fingers von *Molossus molossus.* (n = 15, ○ = ♂, ● = ♀); Einzelwerte mit Näherungskurve

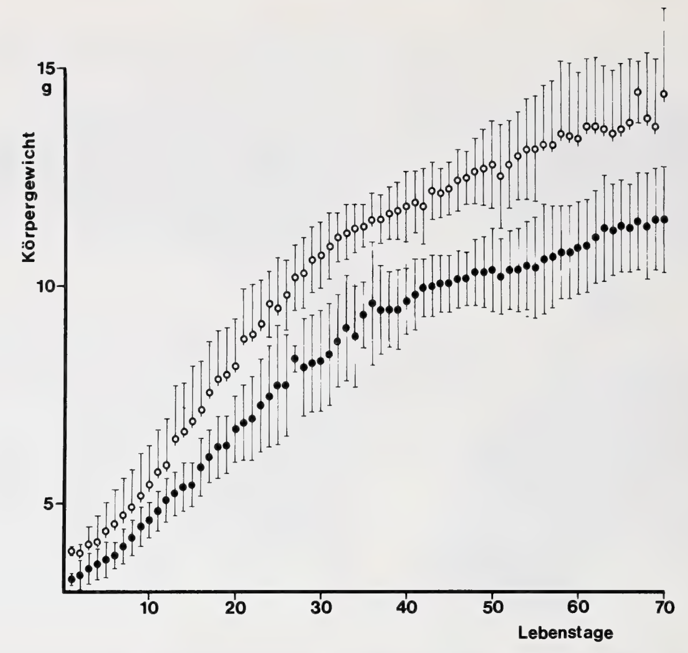


Abb. 7. Entwicklung des Körpergewichts von *Molossus molossus.* (○ = ♂, n = 5; ● = ♀, n = 9); ⌶ = Mittelwert mit Standardabweichung

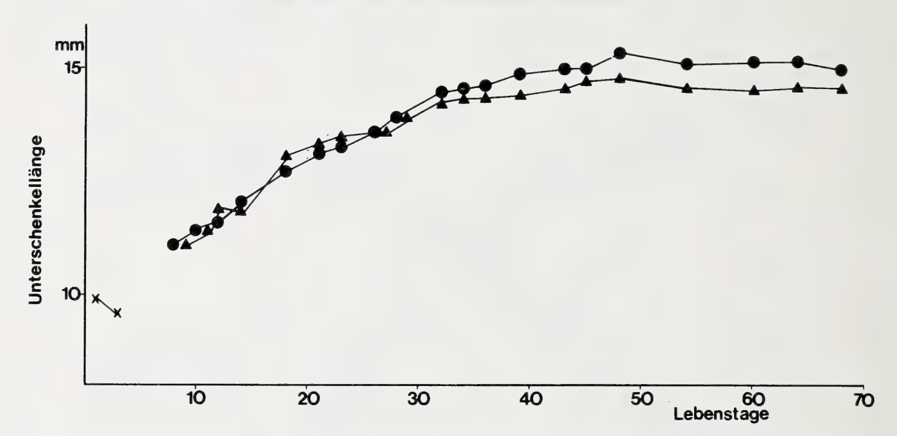


Abb. 8. Längenentwicklung des Unterschenkels von *Molossus molossus.* ● = ♂; ▲ = ♀; x : ♂, nach 4 Tagen gestorben

Rückenfell dunkelbraun, auf der Bauchseite braun oder hellgrau (Abb. 4). Zweifarbige (hellbäuchige) Tiere kommen zusammen mit fast einheitlich braun gefärbten Individuen am gleichen Ort (El Colegio, Kolumbien) vor. Bei der Vermessung einzelner Exemplare zeigte sich, daß die Hellbäuchigen etwas großwüchsiger waren.

Wie bei *T. brasiliensis* (Herreid II und Davis 1960) können im Fell von *M. molossus* weiße Abzeichen auftreten. Sehr häufig findet man Büschel weißer Haare eingestreut. Diese Besonderheiten sind bei *M. molossus* nicht altersabhängig; es gibt auch keine Hinweise, daß sie von Verletzungen herrühren. Sie scheinen vielmehr erblich festgelegt zu sein.

Ernährung der Jungtiere

Die Jungtiere werden mehrmals über den Tag verteilt gesäugt. Bei 1–5 Tage alten Tieren ließen sich an Hand der noch durchscheinenden Magenfüllung und durch Beobachtung des Säugens 4–5 Fütterungen feststellen, wobei drei in die Lichtzeit fielen (LD 12:12). Die Jungen blieben nie länger als 7 Stunden ohne Nahrung; durchschnittlich lagen die Säugeintervalle am Tag bei 4 Stunden, in der Nacht bei 6 Stunden. Die Dauer eines einzelnen Saugaktes lag zwischen 10 und 15 min. Bis zum Ende des ersten Lebensmonats ernähren sich die Jungtiere ausschließlich von Muttermilch. Gegenüber Insektennahrung ist in dieser Zeit kein Interesse festzustellen. Von Hand ins Maul gebrachte Mehlwurmstückchen rufen entweder heftige Abwehrbewegungen hervor (Kopfschütteln, Herausdrücken der Teile mit der Zunge) oder die Jungen beginnen am Insektenpanzer zu saugen.

Ab dem Alter von etwa 4 Wochen ändert sich die Reaktion deutlich: die Jungtiere nehmen freiwillig größere Stücke ins Maul und zeigen erstmals langsame, noch ineffektive Kaubewegungen. Bei von-Hand-Fütterung gewöhnen sich die Tiere rasch an die Insektennahrung und fressen täglich einige Mehlwürmer, wobei sie selbst zupacken. Die aufgenommene Menge wird normalerweise jedoch erst mit 5–7 Wochen für die Ernährung relevant. Die Zeit bis zur Entwöhnung (um den 70. Lebenstag) ist gekennzeichnet durch zunehmendes Interesse an Insektennahrung und Einübung der Fang- und Freßtechnik. Verhaltensweisen, die den Umstellungsprozeß in dieser Zeit verdeutlichen, sind zum Beispiel das Umklappen der Schwanzflughaut beim Fressen im Futternapf, was Adulttiere auch beim Beuteflug zeigen (Eisentraut 1951), die Kontaktsuche zu fressenden Gruppenmitgliedern sowie das Anhängen an deren Rücken und das Begleiten zum Freßplatz. Einer Einzelbeobachtung zufolge erbetteln sie zerkaute Insekten aus den Backentaschen der Adulttiere.

Tabelle

Gebißentwicklung von *Molossus molossus*

Angegeben ist der Zeitraum des Zahndurchbruchs nach der Geburt in Tagen (n = 5)

Milchgebiß	Einzelne Zähne noch bis zu 30 Tagen vorhanden		
Dauergebiß			
Canini	Incisivi	Prämolaren	Molaren
21–30	21–30	25–30	30–37

Parallel zu diesen Verhaltensänderungen läuft die Zahnentwicklung (s. Tab.) und die anatomische und funktionelle Entwicklung des Flugapparates. Die Tatsache, daß der Umstellungsprozeß auf Insektennahrung meist durch von-Hand-Fütterung unterstützt werden muß, weist darauf hin, daß hier ein komplexer Wandel vorliegt, der Lernvorgänge der Jungtiere erfordert und störempfindliche Mutter-Jungtier-Interaktionen beinhaltet.

Verhaltensentwicklung

Von Geburt bis zum Beginn des Fellwachstums leben die Jungtiere in einer Art „Nestgemeinschaft" zusammen. Als gemeinsamer Hangplatz wird eine warme, möglichst hochgelegene und lichtabgeschirmte Stelle im Käfig bevorzugt. Tagsüber hängen dort Mütter und Junge in engem Kontakt (Abb. 9). Der individuelle Hangplatz innerhalb der Gruppe wechselt häufig. Bei Störungen suchen die Jungen Deckung zwischen den eng zusammenrückenden ♀♀, welche im Gegensatz zum Haremsmännchen nie angreifen. Das ♂ droht durch rasches Schlagen mit den annähernd ausgebreiteten Flügeln und greift mit blitzschnellen Vorstößen unvermittelt an. Dieses Verhalten dient nicht speziell der Verteidigung der Jungen, sondern tritt in etwas abgeschwächter Form auch außerhalb der Fortpflanzungsphasen auf.

Hungrige Jungtiere machen sich durch unruhiges Umherklettern in der Gruppe bemerkbar. Dabei äußern sie hin und wieder Isolationsrufe. Bei einem adulten Tier angelangt, stoßen sie mit der Schnauze gegen dessen Unterarm; Serien intensiver Isolationslaute unterstreichen dieses Bettelverhalten.



Abb. 9. Der an einer geschützten Käfigstelle liegende Platz einer „Nestgemeinschaft" von *Molossus molossus.* Die wenige Tage alten Jungtiere suchen Schutz und Wärme bei den Müttern

Während die Mutter nach kurzer Geruchsprüfung das Junge zuläßt und durch Anheben eines Flügels die fast achselständige Zitze anbietet, wird dieses von anderen ♀♀ heftig abgedrängt. In den ersten Lebenstagen gelingt das Ansaugen an der Zitze oft erst nach längerem Suchverhalten im Fell der Mutter. Beim Saugen hakt sich das Junge mit den Zehenkrallen in der nackten caudalen Rückenpartie der Mutter ein. Es hängt dabei kopfüber an deren Bauchseite.

Abseits gesetzte Jungtiere werden bis zum Alter von ca. 10 Tagen von ihren Müttern zum Hangplatz zurückgetragen, wobei sie sich in Säugestellung anklammern. Auslösend für dieses Verhalten scheinen die Isolationsrufe der Jungen zu sein, die von der eigenen Mutter, aber auch von anderen Weibchen beantwortet werden. Die Lockrufe der ♀♀ bestehen aus zwei kurzen Lautelementen mit einer stark ansteigenden Hauptkomponente zwischen 15 und 25 kHz. Die Isolationslaute der Jungtiere setzen sich aus Doppelelementen zusammen, die in Serien von 4 – 15 Lautelementen abgegeben werden (Abb. 10).

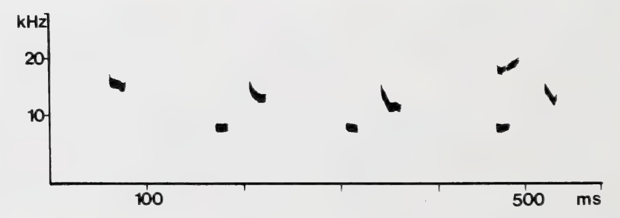


Abb. 10. Serie von Verlassenheitslauten eines 2 Tage alten *Molossus molossus*

Gould (1975) beschreibt ähnlich Doppellaute für *M. ater*. In den ersten Lebenstagen sind beide Lautelemente recht niederfrequent. Der erste Lautanteil reicht von 5 bis 10 kHz (Dauer 10 – 50 ms) und besitzt häufig einen oder mehrere Obertöne. Der zweite Lautanteil ist stärker frequenzmoduliert; seine tiefsten Frequenzanteile reichen bis ca. 8 kHz. Die Laute weisen starke individuelle Unterschiede auf (Entsprechendes fand Kolb 1977 bei *Myotis myotis*). Mit zunehmendem Alter werden die Laute höherfrequent (bis mindestens 10 kHz) und es findet sich in beiden Lautanteilen eine stark abfallende Frequenzmodulation (Abb. 11).

Auch zwischen Jungtieren kann es zu lang anhaltenden Wechselrufen kommen. Dies tritt besonders dann auf, wenn die Muttertiere aus dem Käfig genommen werden und ein Junges in einiger Entfernung vom Hangplatz ausgesetzt wird. Selbst wenige Tage alte Tiere orientieren sich nach diesen Rufen, die den Isolationslauten entsprechen und klettern allmählich zum Hangplatz zurück oder nähern sich ihm zumindest ein Stück.

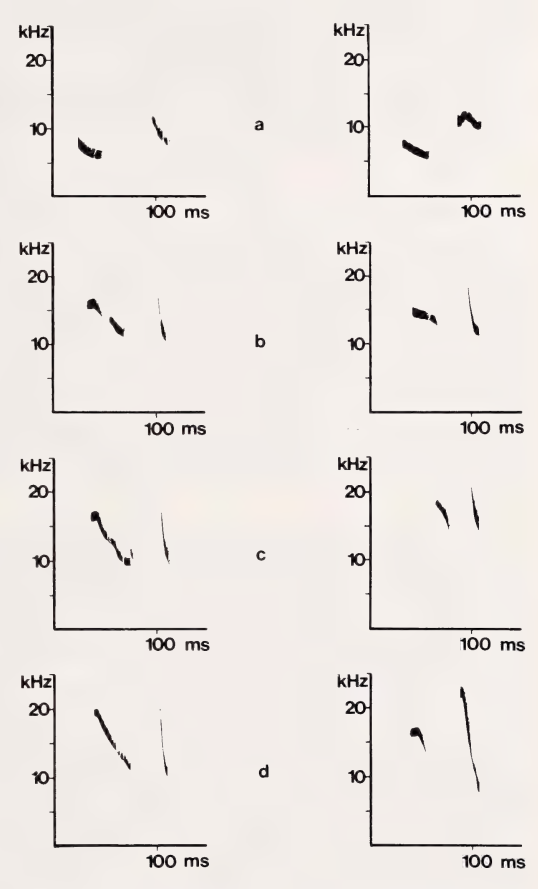


Abb. 11. Verlassenheitslaute von *Molossus molossus*. Linke Spalte: ♀; rechte Spalte: ♂. *a* = 1 Tag alt; *b* = 23 Tage alt; *c* = 43 Tage alt; *d* = 64 Tage alt

Mit zunehmendem Alter wächst rasch die Mobilität der Jungtiere bei gleichzeitiger Abnahme der Platzbindung und des Gruppenzusammenhaltes. Ab der 3. Lebenswoche dehnen sie ihren Aktionsradius während der Nacht auf den ganzen Käfig aus. Erste selbständige Flugversuche konnten im Alter von 3 – 4 Wochen beobachtet werden. Beim Abflug werden Salven von Ultraschallauten ausgesandt. Die Jungtiere hängen sich jetzt häufig am Rücken der Mütter an und lassen sich herumtragen. Ab der 5. Lebenswoche zeigen junge ♂♂ sexuelle Verhaltensweisen: sie versuchen mit anderen Jungtieren (♀♀, ♂♂) zu kopulieren, wobei sie sich an deren Rücken hängen und zwei bis drei Stoßbewegungen durchführen. Vollständige Kopulationen konnten nie beobachtet werden. Geschlechtsreife ♂♂ kopulieren in der gleichen Stellung mehrmals hintereinander etwa jeweils 10 s lang. Bei einem 40 Tage alten ♂ sezernierte bereits die Halsdrüse und Markierungsverhalten trat erstmals auf. Spielerische Kämpfe kommen in diesem Alter ebenfalls bereits vor.

Bis zur 10. Woche werden die Jungen noch gesäugt und hängen tagsüber immer am ursprünglichen Hangplatz. Danach nehmen die Mutter-Jungtier-Kontakte rasch ab, die Jungen beziehen zum Teil separate Schlafplätze.

Bis zum Alter von etwa 6 Monaten bleiben die Jungtiere untereinander verträglich. Bei den ♂♂ bildet sich eine vorläufige Rangfolge aus, die leicht an Hand der typischen

Demutsgesten überprüft werden kann. Dabei klappt das unterlegene Tier die Ohren nach vorne über die Augenregion und dreht sich vom frontal gegenüberstehenden Rivalen weg. Mit 6 – 7 Monaten sind die ♂♂ geschlechtsreif. Sie besitzen nun auch die sekundären Geschlechtsmerkmale wie starker Fettansatz im Nacken und ein breites Kinn. In der Folgezeit treten vermehrt Verletzungskämpfe zwischen den jungen ♂♂ untereinander und auch zwischen ihnen und dem Haremsmännchen auf, das bisher kampflos in seiner Position akzeptiert wurde. Unterlegene ♂♂ zeigen oftmals starke Fluchttendenzen; häufig werden sie aus der Gruppe ausgestoßen.

Junge ♀♀ werden bereits ab einem Alter von 4 Monaten vom Haremsmännchen begattet. Im 10. Lebensmonat gebar ein junges Weibchen zum ersten Mal.

Diskussion

Untersuchungen zur Jugendentwicklung von Molossiden beschränken sich auf wenige Arten der Gattung *Tadarida* (*T. brasiliensis:* Sherman 1937; Twente 1956; Short 1961; Davis et al. 1962; *T. condylura:* Kulzer 1962; *T. hindei:* Marshall und Corbert 1959). Die vorliegenden Beobachtungen zur postnatalen Entwicklung einer Art der Gattung *Molossus,* die sich in mehreren morphologischen Merkmalen deutlich von *Tadarida* unterscheidet (z. B. unterschiedliche Zahnzahl: *Molossus* 26, *Tadarida* 30, Felten 1957; Kehldrüsen bei *Molossus* und Analdrüsenfeld bei *Tadarida*, Stubbe 1969), bieten neben der Information über die betreffende Art selbst auch die Möglichkeit, die gemeinsamen Merkmale in der Jugendentwicklung beider Gattungen von speziellen Anpassungen zu trennen.

Bei *Tadarida* und *Molossus* ist durchaus ein gemeinsames Grundmuster im Ablauf der Jugendentwicklung zu erkennen: Nach einer für insectivore Fledermäuse langen Tragzeit von etwa 3 Monaten wird stets nur ein Junges geboren, das an verschiedenen Körperstellen Vibrissen aufweist, sonst nahezu nackt ist. Seine Geschicklichkeit im Klettern und Laufen ist auffallend. Nach 14–21 Tagen beginnt das Fellwachstum; erste Flugversuche werden nach 30–40 Lebenstagen unternommen.

Die Laktationszeit ist sowohl bei *M. molossus* als auch bei *T. brasiliensis* relativ lang. Erst mit etwa 3 Monaten sind die Jungtiere selbständig.

Der Fortpflanzungsmodus kann saisonal monöstrisch *(T. brasiliensis)* oder saisonal polyöstrisch sein *(T. condylura, T. hindei, M. ater, M. molossus).*

Der in der Säugetierliteratur häufig als Kriterium für den Entwicklungsstand bei der Geburt angegebene Zeitpunkt des Augenöffnens variiert bereits innerhalb der beschriebenen Arten der Gattung *Tadarida* um 2 Wochen (*T. condylura:* 1.–2. Lebenstag; *T. brasiliensis:* um den 14. Lebenstag). Daher läßt sich mit diesem Parameter weder der innerartliche Entwicklungszustand noch derjenige einer größeren systematischen Gruppe beschreiben. Der Parameter scheint je nach ökologischer Nische adaptiv abgewandelt zu sein. Solch adaptive Abwandlung wird z. B. dadurch illustriert, daß *T. brasiliensis* stark lichtabgeschirmte Tagesquartiere (z. B. Höhlen, Davis et al. 1962) bevorzugt, wofür auch die Ausbildung des sogenannten light-sampling-behavior spricht (Twente 1956). *T. condylura* dagegen ist nach Angaben von Kulzer (1962) tagsüber häufig in Mauerspalten zu finden.

Wie oben erwähnt, zeigen Molossiden (und Desmodontiden, Schmidt und Manske 1973) von Geburt an eine große Agilität. Schon neugeborene *M. molossus* können kletternd ihren Hangplatz wechseln, sich zusammenscharen und sich bei Störungen in Spalten zurückziehen. Adulte bewegen sich am Boden fast so schnell wie Mäuse fort. Nach Vaughan (1976) weist die Tatsache, daß Molossiden noch eine vollständige Fibula und starke Muskulatur an den Hinterextremitäten besitzen, auf ihre phylogenetisch frühe Abtrennung von den übrigen Chiropteren hin, bei denen die Hinterextremitäten heute

zum Teil erheblich evolutiv abgewandelt sind. Die von Molossiden bevorzugten Felsspaltenquartiere kommen als ursprüngliche Fledermausquartiere in Betracht (Vaughan 1959; Jepsen 1970). Beibehaltung dieser „Wohnstätten" bedingte die Erhaltung einer effektiven, bezüglich ihrer Stammesgeschichte jedoch ursprünglichen Fortbewegungsweise.

Der durch Flugspezialisierung der Vorderextremität bedingte Verlust der Fähigkeit zum Nestbau, fortschreitende Reduzierung der Wurfgröße und Reproduktionsrate und Besetzung von Felsspaltenquartieren sind Selektionsumstände, die beim „Hineinwachsen" in die nächtliche Flugnische auch Teile der Jugendentwicklung wandelten. So liegen im Bereich des Mutter-Jungtier-Verhaltens bei Fledermäusen zahlreiche Anpassungen an die veränderte Lebensweise vor. In diesem Zusammenhang ist auch die Bildung der „Nestgemeinschaften" zu sehen, auf die der bei rezenten Arten verbreitete Zusammenschluß zu Kolonien unterschiedlicher Sozialstruktur zurückgehen könnte.

Ein typisches Säugermerkmal ist das Tragen der Jungen im Maul. Dieses Verhalten tritt bei Fledermäusen nicht mehr auf. Es ist zu vermuten, daß es bereits früh im Übergangsfeld von quadrupeder zu fliegender Fortbewegungsweise ersetzt wurde. Alle rezenten Fledermausarten sind in der Lage, ihre Jungen zumindest eine Zeitlang zu transportieren. Die Anheftung an der Mutter ist auf unterschiedliche Weise gelöst: Festbeißen oder -saugen an der Zitze, Festbeißen an speziellen Haftzitzen und Festklammern am Körper. Bei (Haft-) Zitzenkontakt kann das Junge im Flug mitgenommen werden. Dies trifft für viele Arten zumindest während der frühen Entwicklungsphase der Jungtiere zu.

„Zitzentransport" bei reduzierter Wurfgröße (1 Tier) ist als konvergente Entwicklung auch bei den Dermoptera *(Cynocephalus)* und Marsupialia *(Schoinobates)* ausgebildet. Die betreffenden Arten sind Gleitflieger.

Während bei den Vespertilioniden die Jungtiere in den ersten Lebenstagen nahezu ununterbrochen an der Zitze haften, ist von Molossiden bekannt, daß sich der Zitzenkontakt weitgehend auf das Säugen selbst beschränkt. Die Haftfunktion der Zitze bleibt dennoch erhalten. Sie zeigt sich deutlich beim Eintrageverhalten, das von der Mutter nur dann ausgeführt werden kann, wenn das Jungtier die Zitze findet und sich daran festhaftet. Durch Aufforderungsgesten wie Anstoßen des Jungtieres und Anbieten der Zitzenregion unterstützt die Mutter das Anheften. Die beobachteten Interaktionen decken sich nahezu mit der Einleitung des Säugeverhaltens.

Wie oben erwähnt, ist der Zitzenkontakt kurz nach der Geburt sehr intensiv. Trennt man das Neugeborene von der Zitze, so wird der Kontakt sofort durch Isolationsrufe seitens des Neugeborenen und Zitzenanbieten durch das Muttertier wieder angestrebt. Einen Tag alte Jungtiere verhalten sich schon anders: sie rufen erst, wenn sie aus dem Kontaktbereich ihrer „Nestgemeinschaft" herausgenommen werden. Dies deutet darauf hin, daß die erste lange Kontaktaufnahme für die Entwicklung einer intakten Mutter-Jungtier-Bindung unerläßlich ist und als Rest einer fortschreitenden Verkürzung des permanenten Kontaktes bewertet werden muß.

Obwohl für *M. molossus* der Transport des Jungtieres im Flug prinzipiell möglich ist, scheinen übereinstimmend mit *T. brasiliensis* (Twente 1956) auch Neugeborene nicht auf Beuteflüge mitgenommen zu werden. Im Labor schließen sich die zurückgelassenen Jungen eng zusammen.

Die Bildung solcher Jungtiergruppen erschwert das Zusammenfinden von Mutter und Jungen. Ob der im Klangspektogramm festgestellte Individualcharakter der Isolationsrufe (Abb. 11), die von hungrigen und isolierten Tieren geäußert werden, für ein Erkennen durch die Mutter ausreicht, ist noch unklar. Heftig rufende Jungtiere erregen stets auch das Interesse von anderen Weibchen und selbst Jungtiere nähern sich dem Rufer. Wechselrufen kommt auch zwischen laktierenden Weibchen und fremden Jungen zustande. Es scheint, als ob in einer „Nestgemeinschaft" allgemein die Neigung bestünde, Kontakt zu klagenden Jungen zu suchen. Beliebige Gruppenzugehörige können auf diese Weise als Lotsen fungieren und Jungtiere zur Gruppe zurückführen. Nur die eigene Mutter jedoch bietet die

Zitze an, um das Junge zurückzutragen oder zu säugen. Zuvor wird es jedoch mehrfach beschnuppert, so daß ein olfaktorisches Erkennen wahrscheinlich erscheint.

Wie gezeigt, nimmt die Frequenz der Isolationslaute im Laufe der Jugendentwicklung ständig zu. Es wäre denkbar, daß Mütter bevorzugt auf Laute reagieren, die dem Frequenzbereich des eigenen Jungen entsprechen, was das Wiederfinden erleichtern würde.

Bei *T. brasiliensis*, die riesige Kolonien bildet, scheinen die Mutter-Jungtier-Beziehungen vereinfacht zu sein. Eintrageverhalten konnte bei dieser Art bisher nicht beobachtet werden. Zudem wird nach Davis et al. (1962) nicht nur das eigene Junge gesäugt, sondern jedes, das bettelt. Dasselbe beschreibt Brosset (1960) für *Miniopterus schreibersi*, der ebenfalls in großen Kolonien lebt. Dieses Verhalten scheint nicht mit der „kin selection"-Hypothese (Hamilton 1964) in Einklang zu stehen. „Communal suckling" (Bradbury 1977) könnte jedoch das aufwendige Suchen unter den vielen zusammengescharten Jungtieren ersparen. Ob die Weibchen in solchen großen Gruppen jedoch keinerlei Präferenz für ihr eigenes Junges zeigen, müßte durch genaue Beobachtung an Gruppen, deren verwandtschaftliche Verhältnisse bekannt sind, geprüft werden.

Danksagungen

Wir danken Herrn Dr. H. G. Erkert, Zoologisches Institut der Universität Tübingen, der uns Versuchstiere aus seinen Wildfängen überließ, sowie den Mitarbeitern und Freunden des Fachbereichs, die uns durch Anregungen und kritische Durchsicht des Manuskriptes unterstützten.

Zusammenfassung

Es wurde die Jugendentwicklung in Gefangenschaft geborener *Molossus molossus* (Molossidae) hinsichtlich ihrer körperlichen Entwicklung und ihres Verhaltens untersucht. Es werden Hinweise für eine möglichst artgemäße Haltung gegeben.

Beschrieben wird der Wachstumsverlauf von Unterarm, 5. Finger und Unterschenkel. Augen und Gehörgang neugeborener *M. molossus* sind bereits geöffnet, die Tiere sind äußerst agil.

Die Jungen werden bis zu einem Alter von ca. 65 Tagen gesäugt. Um den 60. Lebenstag ist auch das Wachstum des Unterarms abgeschlossen.

Isolierte Jungtiere äußern Isolationsrufe, deren Frequenzzusammensetzung sich mit fortschreitender Entwicklung ändert. Die Mutter-Jungtier-Interaktionen sind bei *M. molossus* weitestgehend auf das eigene Junge beschränkt. Das gegenteilige Verhalten zeigt *Tadarida brasiliensis*, die ebenfalls zur Familie der Molossiden gehört.

M. molossus bevorzugt relativ hohe Umgebungstemperaturen (26 °C – 31 °C); Temperaturabfall oder Nahrungsmangel können zur Lethargie führen. Bis zum 20. Lebenstag haben die Jungtiere nur eine sehr begrenzte thermoregulatorische Kapazität.

Literatur

Bradbury, J. W. (1977): Social organization and communication. In: Biology of Bats. Ed. by W. A. Wimsatt, New York: Academic Press. Vol. III, 1–72.

Brosset, A. (1962): The bats of central and western India. Pt. 3. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **59**, 707–746.

Davis, R. B.; Herreid, C. F., II; Short, H. L. (1962): Mexican free-tailed bats in Texas. Ecol. Monogr. **32**, 311–346.

Eisentraut, M. (1951): Die Ernährung der Fledermäuse. Zool. Jb. Syst. **7**, 114–177.

Erkert, H. G. (1978): Sunset-related timing of flight activity in neotropical bats. Oecologia (Berl.) **37**, 59–67.

Felten, H. (1957): Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera) aus El Salvador. (Teil 5). Senck. biol. **38**, 1–22.

Freeman, P. W. (1979): Specialized insectivory: beetle-eating and moth-eating molossid bats. J. Mammalogy **60**, 467–479.

Goodwin, R. E. (1970): The ecology of Jamaican bats. J. Mammalogy **51**, 571–579.

Gould, E. (1975): Neonatal vocalization in bats of eight genera. J. Mammalogy **56**, 15–29.

Hamilton, W. D. (1964): The genetical evolution of social behaviour. I, II. J. theoret. Biol. **7**, 1–52.

Howell, D. J.; Burch, D. (1974): Food habits of some Costa Rican bats. Rev. Biol. Trop. **21**, 281–294.

Jepsen, G. L. (1970): Bats origins and evolution. In: Biology of Bats. Ed. by W. A. Wimsatt. New York: Academic Press. Vol. I, 1–64.
Kolb, A. (1977): Wie erkennen sich Mutter und Junges des Mausohrs, *Myotis myotis,* bei der Rückkehr vom Jagdflug wieder? Z. Tierpsychol. **44**, 423–431.
Kock, D. (1977): Körper-Vibrissen bei Bulldoggfledermäusen – eine Anpassung an das Tagesquartier. Natur und Museum **107**, 274–279.
Kracht, S. (1979): Anpassung circadianer Systeme. Vergleichende Untersuchungen an neotropischen Fledermäusen. Diss., Tübingen.
Kulzer, E. (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldoggfledermaus *Tadarida* (*Mops*) *condylura* (A. Smith, 1833) (Molossidae). Säugetierkundl. Mitt. **10**, 116–124.
Marshall, A.; Corbert, P. (1959): The breeding biology of equatorial vertebrates: Reproduction of the bat *Chaerephon hindei* Thomas at latitude 0° 26′ N. Proc. Zool. Soc. London **132**, 607–616.
McNab, B. K. (1971): The structure of tropical bat faunas. Ecology **52**, 352–358.
McNab, B. K.; Morrison, P. (1963): Observations on bats from Bahia. Brazil. J. Mammalogy **44**, 21–23.
Schmidt, U.; Manske, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*). Z. Säugetierkunde **38**, 14–33.
Sherman, H. B. (1937): Breeding habits of the freetailed bat. J. Mammalogy **18**, 176–187.
Short, H. L. (1961): Growth and development of Mexican free-tailed bats. Southwestern Naturalist **6**, 156–163.
Starrett, A.; Torre, L. de la (1964): Notes on a collection of bats from Central America, with the third record for *Cyttarops alecto* Thomas. Zoologica (N. Y.) **49**, 53–63.
Stubbe, M. (1969): Zur Biologie mexicanischer Fledermäuse. Zool. Anz. **183**, 317–326.
Twente, J. W. (1956): Ecological observations on a colony of *Tadarida mexicana.* J. Mammalogy **37**, 42–47.
Twente, J. W.; Twente, J. A. (1964): A hypothesis concerning the evolution of heterothermy in bats. In: Mamm. Hibernation II, Ann. Acad. Sci., Fenn. Ser. A., IV, Biol. **71**, 435–442.
Valdivieso, D. (1964): La fauna quiróptera del Departamento de Cundinamarca, Colombia. Rev. Biol. Trop. **12**, 19–45.
Vaughan, T. A. (1959): Functional morphology of three bats: *Eumops, Myotis, Macrotus.* Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. **12**, 1–153.
— (1966): Morphology and flight characteristics of molossid bats. J. Mammalogy **47**, 249–260.
— (1970): The skeletal system. In: Biology of Bats. Ed. by W. A. Wimsatt. New York: Academic Press. Vol. I, 97–138.

Anschriften der Verfasser: Ursel Häussler und Evelyn Möller, Institut für Biologie III der Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen; Prof. Dr. Uwe Schmidt, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Jahreszeitliche Schwankungen der Spermatogenese des Japanischen Makaken *(Macaca fuscata)* in Gefangenschaft, insbesondere im Vergleich mit freilebenden Gruppen[1]

Von T. Tiba

Monkey Care Laboratory of Primate Research Institute of Kyoto University

Eingang des Ms. 1. 8. 1980

Abstract

Annual fluctuations in the spermatogenesis of captive Japanese Monkeys (Macaca fuscata), especially in comparison with free-ranging troops

Studied was the season-dependency of spermatogenesis in *Macaca fuscata.* Testicular biopsy specimens were obtained from a total number of 61 cases of laboratory-kept Japanese monkeys of different age and at various times of the year. Annual changes in histological features of seminiferous epithelium were examined quantitatively. With the exception of 5 and 12 years old animals, other monkeys apparently experienced spermatogenic maxima during the winter months and minima during the summer. However, in comparison to free-ranging troops of the same species, captive macaques showed less pronounced cyclical changes. This attenuation of seasonality in the spermatogenesis may be attributed to environmental acclimatization to the conditions of laboratory captivity.

Einleitung

Wie bei anderen nichtmenschlichen Primaten (Butler 1974; Vandenbergh 1973), werden jahreszeitliche Schwankungen der Fortpflanzungstätigkeit sowohl bei freilebenden japanischen Makaken (Kawai et al. 1967) als auch in Gefangenschaft (Nigi 1975, 1976) beobachtet. Hodengröße, Spermatogenese und Plasmatestosteron-Konzentration zeigen deutliche saisonbedingte Schwankungen (Nigi et al. 1980; Tiba and Nigi 1980). In einigen dieser Untersuchungen wurden die jahreszeitlichen Veränderungen im Zusammenhang mit möglichen ökologischen Faktoren erklärt; aber die Saisonschwankungen konnten nicht auf einen einzigen Umweltfaktor zurückgeführt werden.

Unter den gleichförmigen Bedingungen im Laboratorium kämen solche ökologischen Einflüsse nicht mehr in Frage. Bisher aber ist keine Untersuchung der Spermatogenese beim japanischen Laboraffen angestellt worden. In der vorliegenden Arbeit werden die Saisonschwankungen der Spermatogenese von im Laboratorium gehaltenen Makaken untersucht und mit Befunden an freilebenden Gruppen (s. Tiba und Nigi 1980) verglichen.

In quantitativen Untersuchungen der Samenzellen wurden die A-Spermatogonien besonders berücksichtigt, denn eine Analyse des Verhaltens dieser Zellen, Mutterzellen aller anderen Samenzellen, könnte einen wichtigen Anhalt zur Aufklärung von Saisonschwankungen zugrundeliegenden cytologischen Mechanismen geben.

Material und Methode

Untersucht wurden 40 Tiere, die mehr als zwei Jahre lang in „indoor"-Einzelkäfigen gehalten worden waren (Tab. 1). Die meisten jüngeren Tiere waren in unserem Laboratorium geboren und aufgezogen worden, während die ausgewachsenen Tiere meist aus wilden oder freilebenden Gruppen stammten.

[1] Diese Untersuchung wurde mit der „Unterstützung für Wissenschaftliche Forschung" durch das Japanische Kultusministerium durchgeführt (Nr. 012205, 1975; Nr. 111505, 1976; 210705, 1977).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4606-0352 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 352–363

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Die Geburtsdaten solcher Tiere waren nicht genau bekannt. Ihr Alter wurde auf Grund der Dentition bei ihrer Ankunft im Laboratorium bestimmt oder aus den Angaben der Parkverwaltungen und der Haltungsdauer im Laboratorium geschlossen. Im Tierhaltungsraum wurde der 12-Std.-Licht-Dunkel-Rhythmus (Lichtperiode von 6.00–18.00 Uhr) konstant gehalten. Obwohl die Tierhaltungsräume mit einer Heizungs- und Lüftungsanlage versehen waren, konnte die Raumtemperatur, ausschließlich aus finanziellen Gründen, nicht genau eingehalten werden. Die Monatsdurchschnittstemperatur bewegte sich das ganze Jahr hindurch zwischen 13,5–25,4 °C. Pelletiertes Trockenfutter und Wasser standen ad lib. zur Verfügung.

Hodenbiopsien wurden den natürlichen Begattungs- und Nichtbegattungszeiten entsprechend in zwei Jahreszeiten durchgeführt: zwischen September–Januar und zwischen Juni–August. Hodengewebestückchen, die nach der bereits beschriebenen Technik (Tiba und Nigi 1975) entnommen wurden, wurden sofort in Bouinsche oder Allensche (PFA-3) Lösung gebracht, mit PAS-Hämatoxylin oder Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Es war wünschenswert, eine Langzeitbeobachtung eines jeden Tieres durch wiederholte Biopsien durchzuführen. Trotz der Gefahr einer beträchtlichen Schädigung des Hodengewebes wurden Biopsien an 13 Tieren je zweimal, an zwei Tieren je dreimal und an einem Affen viermal durchgeführt.

Ergebnisse

Samenkanälchendurchmesser

Unter dem Mikroskop wurde der Durchmesser der Samenkanälchen gemessen und der Durchschnitt aus 40 Kanälchen für jedes Einzeltier berechnet (Tab. 1). Wie aus der Abb. 1 ersichtlich, können die jahreszeitlichen Schwankungen des Durchmessers in zwei verschiedene Phasen unterteilt werden: in eine Wachstumsphase bei jüngeren Tieren von etwa 4–6,5 Jahren und eine stabile Phase bei den Erwachsenen von 6,5 Jahren und darüber.

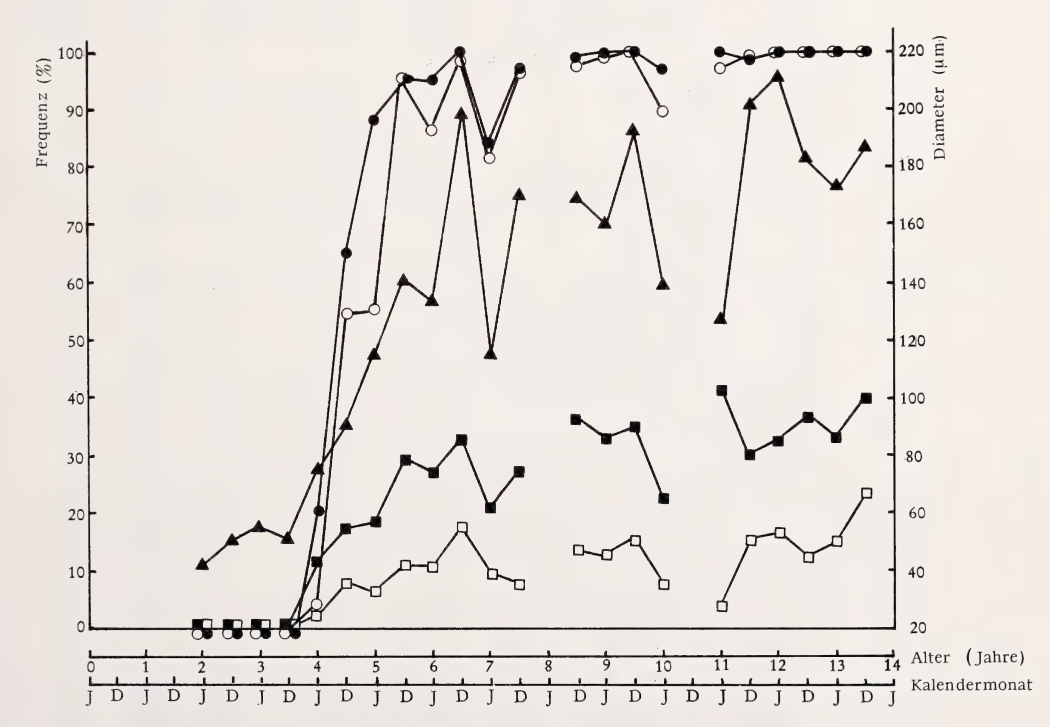


Abb. 1. Jahreszeitliche Schwankungen der mittleren Durchmesser der Samenkanälchen (▲) und in den Durchschnittsfrequenzen der Tubulusquerschnitte mit B-Spermatogonien (■) bzw. primären Spermatocyten (●) bzw. Meiosebildern (□) bzw. Spermatiden in Spätstadien und/oder Spermatozoen (○). J = Juni, D = Dezember

Tabelle 1

Versuchstiere, Zeiten der Hodenbiopsie, Ergebnisse der quantitativen Beobachtungen des Hodengewebes (für Einzeltiere)

Alter (Jahre)	Sommer: Tiere	Zeit d. Biop.	Ø (μm)	Freq. d. Tubulusquerschn. m. Samenzell. (%): B	P	M	Spd and Spz	P/Tub	A_p/A_d	Herbst–Winter: Tiere	Zeit d. Biop.	Ø (μm)	Freq. d. Tubulusquerschn. m. Samenzell. (%): B	P	M	Spd and Spz	P/Tub	A_p/A_d
2	M–395	Aug.	41,6 ± 5,0	0	0	0	0	0	–	M–395	Dez.	49,3 ± 6,2	0	0	0	0	0	–
	M–431	Aug.	42,1 ± 4,0	0	0	0	0	0	–	M–431	Dez.	47,9 ± 4,4	0	0	0	0	0	–
	TK–376	Aug.	43,5 ± 3,1	0	0	0	0	0	–	TK–376	Dez.	54,0 ± 6,8	0	0	0	0	0	–
3	I–243	Juni	61,1 ± 3,0	0	0	0	0	0	–	I–243	Nov.	52,0 ± 4,6	0	0	0	0	0	–
	K–368	Juli	53,7 ± 2,5	0	0	0	0	0	–									
4	O–220	Juni	106,7 ± 18,0	33	81	9	18	15,0 ± 7,2	1,48	O–220	Dez.	104,0 ± 9,8	20	96	17	64	12,3 ± 6,5	0,99
	I–242	Juli	42,8 ± 2,3	0	0	0	0	0	–	I–242	Dez.	44,7 ± 4,8	0	0	0	0	0	–
	O–266	Juli	76,6 ± 9,9	12	33	0	0	3,0 ± 2,1	1,19	TK–167	Jan.	127,6 ± 19,5	32	100	7	100	24,6 ± 10,3	1,42
	TK–282	Juli	84,8 ± 6,7	0	0	0	0	0	–									
5	TK–167	Juni	103,8 ± 14,4	15	73	2	21	6,5 ± 3,8	0,86	TK–171	Nov.	162,5 ± 20,6	44	100	6	100	46,7 ± 13,9	3,33
	O–220	Juli	99,2 ± 11,6	22	81	6	23	9,4 ± 5,8	1,18	I–243	Dez.	118,4 ± 18,5	15	91	16	91	11,0 ± 7,8	1,17
	SD–215	Juli	132,6 ± 17,7	25	99	15	93	23,7 ± 10,8	2,05									
	I–243	Aug.	125,6 ± 20,0	12	100	4	84	12,1 ± 7,9	0,74									
6	TK–113	Juni	140,6 ± 26,6	29	97	12	90	23,4 ± 11,8	1,43	TK–113	Nov.	193,1 ± 33,0	41	100	23	100	82,3 ± 14,8	3,36
	TK–168	Juli	117,1 ± 17,0	20	89	11	95	8,4 ± 6,2	1,43	TK–206	Dez.	228,9 ± 31,5	29	100	14	95	79,7 ± 14,7	1,17
	TK–171	Juli	141,7 ± 14,3	32	100	9	74	23,7 ± 9,9	2,72	TK–103	Jan.	173,1 ± 18,4	29	100	16	100	50,1 ± 10,2	2,19
7	TK–103	Juni	117,4 ± 21,7	8	89	14	81	15,3 ± 12,4	1,31	M–529	Nov.	199,1 ± 29,9	32	100	5	98	67,7 ± 19,5	2,89
	TK–168	Aug.	126,8 ± 11,9	34	80	5	82	10,9 ± 8,3	0,95	TK–168	Nov.	177,8 ± 20,1	27	100	8	100	49,1 ± 18,1	2,07
										TS–528	Nov.	137,1 ± 14,9	22	92	10	99	32,0 ± 12,5	2,57
8										TK–89	Nov.	161,7 ± 21,8	28	100	14	100	37,6 ± 15,8	2,96
										TK–92	Nov.	189,2 ± 28,0	37	100	13	100	97,4 ± 28,1	3,86
										TS–526	Nov.	156,9 ± 17,9	41	98	15	89	43,2 ± 18,0	4,17
										M–1	Dez.	–	39	99	13	100	–	–

9	O–233	Juli	142,6 ± 16,6	32	99	12	97	24,5 ± 10,3	1,44	A–192*	Nov.	191,4 ± 21,1	29	100	17	100	56,8 ± 11,4	2,44
	M–25	Aug.	206,7 ± 23,1	40	100	10	100	78,9 ± 13,4	3,13	TS–78*	Nov.	194,2 ± 19,4	41	100	14	100	77,4 ± 14,4	–
	TS–18*	Aug.	131,0 ± 16,7	27	100	17	100	16,3 ± 6,2	–									
10	SD–35*	Aug.	162,3 ± 19,2	27	100	10	100	53,3 ± 12,5	–									
	TS–101*	Aug.	128,5 ± 14,8	14	99	12	72	19,3 ± 7,0	0,84									
	TS–27*	Aug.	128,0 ± 14,8	27	93	1	97	22,1 ± 8,3	–									
11	M–131	Juni	127,8 ± 15,9	41	100	4	97	23,3 ± 10,3	2,17	SM–42	Okt.	230,1 ± 16,7	36	100	22	100	81,0 ± 16,0	4,36
										M–1	Nov.	175,6 ± 21,6	16	97	11	98	53,0 ± 17,5	3,48
										M–131	Nov.	172,0 ± 19,9	34	100	18	100	67,1 ± 16,0	4,33
										SM–10	Nov.	227,4 ± 23,1	34	100	14	100	76,9 ± 14,4	4,94
12	SM–42	Juli	216,2 ± 18,1	38	100	19	100	69,4 ± 22,1	3,67	TS–78*	Sept.	158,3 ± 18,8	43	100	17	100	55,6 ± 11,9	1,79
	SM–66	Juli	206,0 ± 18,2	27	100	14	100	74,9 ± 14,3	4,56	SM–33	Okt.	205,9 ± 19,3	30	100	10	100	78,1 ± 13,6	5,44
										TS–7*	Okt.	184,4 ± 12,7	37	100	10	100	59,8 ± 10,8	3,90
13	SM–33	Juli	157,9 ± 14,6	22	100	15	100	38,3 ± 12,2	3,09	SD–11*	Nov.	186,8 ± 24,0	38	100	28	100	60,3 ± 13,6	4,12
	SD–4*	Juli	152,1 ± 23,3	44	92	16	100	35,4 ± 17,4	2,18	SD–40*	Nov.	189,1 ± 21,1	42	100	19	100	67,1 ± 16,4	2,94
	TS–7*	Juli	208,8 ± 12,4	34	100	14	100	87,3 ± 20,3	3,49									
28	KIKO*	Aug.	187,6 ± 22,3	25	100	15	100	53,6 ± 11,0	2,98									
	Total	31 Fälle der 28 Tiere								Total	30 Fälle der 27 Tiere							

Zusammen 61 Fälle der 40 Tiere

* Das Geburtsdatum ist nicht genau bekannt. Ø: Durchschnittsdiameter des Samenkanälchens; B: B-Spermatogonien; P: Primäre Spermatocyten (s. Text); M: Meiosebilder; Spd and Spz: Spermatiden in Spätstadien und Spermatozoen: P/Tub: Durchschnittszahl der primären Spermatocyten pro Querschnitt (s. den Text); Ap/Ad: Verhältnis der Ap-Spermatogonienzahl zu einem Ad-Spermatogonium. Im folgenden werden dieselben Bezeichnungen gebraucht.
Frequenzen der Querschnitte mit Ap- und/oder Ad-Spermatogonien sind in allen Fällen 100 % (s. den Text). Die Sommermonate entsprechen, im allgemeinen, der Zeit, wenn die Tiere jedes vollendete Lebensjahr zählen, während in den Herbst- und Wintermonaten die Tiere jedes vollendete Jahr plus etwa 6 Monate zählen.

Anhand dieser beiden Phasen werden regelmäßige Veränderungen erkannt: Vergrößerung im Herbst oder Winter und Verkleinerung im Sommer. Einige Ausnahmen werden jedoch bei den 5jährigen Affen im Juni und Juli gefunden (Tab. 1). Wider Erwarten konnte keine Abnahme des Durchmessers in dieser Altersklasse festgestellt werden. Ähnliche Fälle

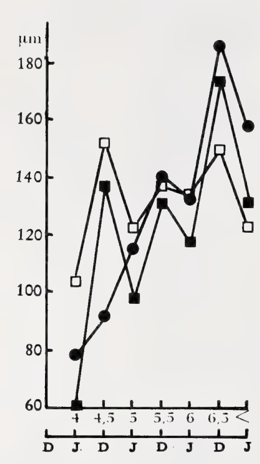


Abb. 2. Jahreszeitliche Schwankung der mittleren Durchmesser der Samenkanälchen – Vergleich zwischen Laboraffen und „freilebenden" Makaken. ● = Laboraffen (N = 60), ■ = Takasakiyama-Gruppe (N = 42), □ = Miyajima-Gruppe (N = 15) (N = Zahl der beobachteten Fälle)

findet man auch bei den 12jährigen Tieren im Juli. Dieses bemerkenswerte Ereignis ist durch einen Vergleich mit freilebenden Tieren deutlicher zu erfassen (Abb. 2).

Das Diagramm für die freilebenden Tiere in Abb. 2 stellt die jahreszeitlichen Schwankungen des Durchschnittes der Tubulidurchmesser von Einzeltieren dar, die zu den in meiner früheren Arbeit (Tiba und Nigi 1980) genannten freilebenden Gruppen gehörten, der Takasakiyama-Gruppe und der Miyajima-Gruppe. Die von den Erwachsenen von 6,5 und mehr Jahren gewonnenen Daten sind hier en bloc behandelt, weil man diese eine Erwachsenen-Gruppe nicht mit Hilfe der Untersuchung der Dentition (s. Tiba und Nigi 1980) in mehrere kleinere Altersklassen unterteilen kann. Zum Zweck des Vergleiches wurden die Laboraffen von 6,5 Jahren und darüber in derselben Weise behandelt.

Frequenzen der Samenkanälchenquerschnitte mit verschiedenen Samenzellen

Wie zuvor (Tiba und Nigi 1980) wurde die Häufigkeit des Auftretens von Tubulusquerschnitten mit verschiedenen Samenzellarten aus allen 100 beobachteten Querschnitten für jedes Einzeltier berechnet.

A-Spermatogonien

Wie bereits erwähnt (Tiba und Nigi 1980), sind diese Zellen in zwei Typen einzuteilen: dunkler Typus (A_d) und heller Typus (A_p). In Tab. 1 ist vermerkt, daß man die A_d- und/oder A_p-Spermatogonien in jeder Altersklasse unabhängig von der Jahreszeit in allen Querschnitten auffinden kann. Das Verhalten der verschiedenen Zelltypen wird in einem späteren Abschnitt beschrieben.

B-Spermatogonien

Die diese Zellen enthaltenden Querschnitte kommen erst in der Pubertät vor, d. h. wenn die Tiere etwa 4 Jahre alt sind. Die jahreszeitliche Schwankung in der Frequenz dieser Querschnitte gleicht grundsätzlich derjenigen der Tubulusdurchmesser (Tab. 1, Abb. 1 und 3). Hierbei aber ist bemerkenswert, daß hohe Werte im Sommer bei den 5jährigen und den 12jährigen Tieren notiert wurden.

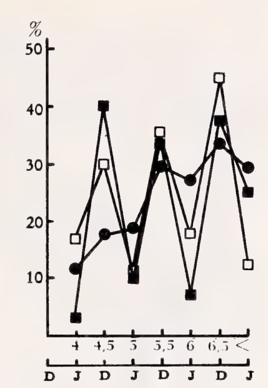


Abb. 3. Jahreszeitliche Schwankung in der Durchschnittsfrequenz der Tubulusquerschnitte mit B-Spermatogonien – Vergleich zwischen Laboraffen und „freilebenden" Makaken. ● = Laboraffen (N = 61), ■ = Takasakiyama-Gruppe (N = 42), □ = Miyajima-Gruppe (N = 16)

Primäre Spermatocyten

Die Frequenz der Querschnitte mit den primären Spermatocyten vom Pachytänstadium wurden bis unmittelbar vor der Metaphase gezählt. Die Zeit des ersten Erscheinens der Zellen und die Saisonschwankung der Frequenz gleichen prinzipiell derjenigen der B-Spermatogonien. Beachtenswert ist eine Zunahme in der Durchschnittsfrequenz bei den 5jährigen Affen im Sommer (Tab. 1, Abb. 1 und 4).

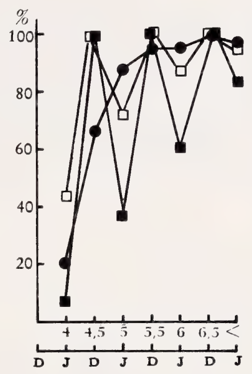


Abb. 4. Jahreszeitliche Schwankung in der Durchschnittsfrequenz der Tubulusquerschnitte mit primären Spermatocyten – Vergleich zwischen Laboraffen und „freilebenden" Makaken. ● = Laboraffen (N = 61), ■ = Takasakiyama-Gruppe (N = 42), □ = Miyajima-Gruppe (N = 16)

Meiosebilder

Hierzu gehören die primären und sekundären Spermatocyten in der Metaphase, Anaphase und Telophase. Die Querschnitte mit diesen Zellbildern wurden gezählt. Die Durchschnittsfrequenzen aus jenen zwei Altersgruppen (5- und 12jährige Tiere) weichen diesmal vom normalen Niveau nicht so sehr ab (Tab. 1, Abb. 1 und 5).

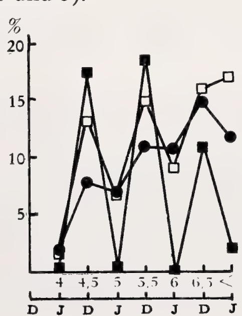


Abb. 5. Jahreszeitliche Schwankung in der Durchschnittsfrequenz der Tubulusquerschnitte mit Meiosebildern zwischen Laboraffen und „freilebenden" Makaken. ● = Laboraffen (N = 61), ■ = Takasakiyama-Gruppe (N = 42), □ = Miyajima-Gruppe (N = 16)

Spermatiden in Spätstadien und/oder Spermatozoen

In der bereits beschriebenen Weise wurden die Querschnitte mit Spermatiden und/oder Spermatozoen gezählt. Die Verteilung der Frequenzen ähnelt der der primären Spermatocyten sehr.

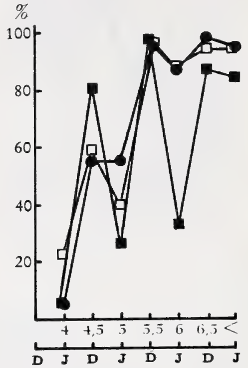


Abb. 6. Jahreszeitliche Schwankung in der Durchschnittsfrequenz der Tubulusquerschnitte mit Spermatiden in Spätstadien und/oder Spermatozoen – Vergleich zwischen Laboraffen und „freilebenden" Makaken. ● = Laboraffen (N = 61), ■ = Takasakiyama-Gruppe (N = 42), □ = Miyajima-Gruppe (N = 16)

Spermatocytenzahl im Samenkanälchenquerschnitt

Die Zahl der primären Spermatocyten vom Pachytänstadium bis unmittelbar vor der Metaphase wurde entsprechend der früheren Arbeit (Tiba und Nigi 1980) gezählt. Die Durchschnittszahl pro Querschnitt wurde aus 40 Querschnitten für jedes Einzeltier bestimmt (Tab. 1, Abb. 7 und 8). Hierbei wurde keine erhebliche Abnahme der Zahl in den zwei Altersgruppen erkannt.

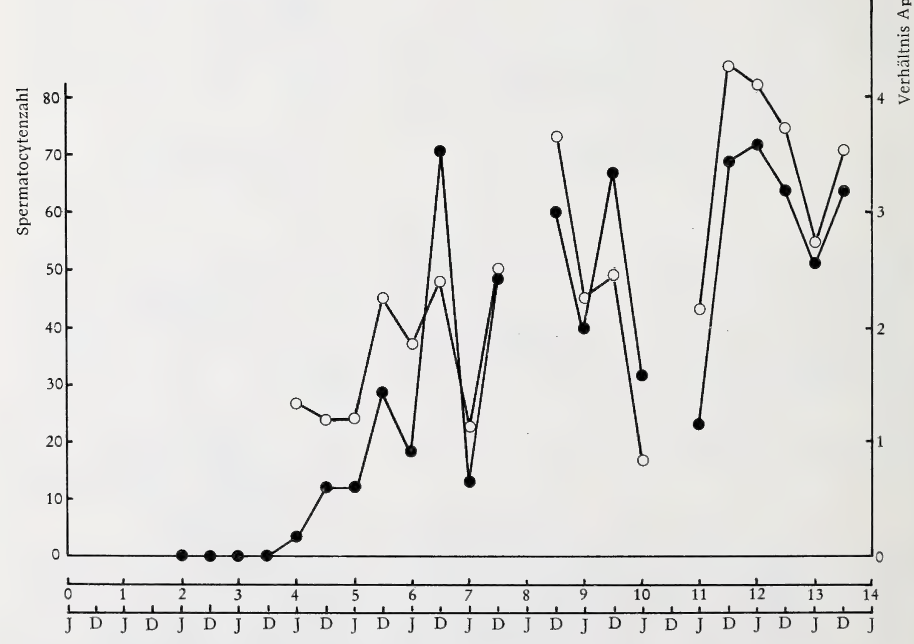


Abb. 7. Jahreszeitliche Schwankungen in der Durchschnittszahl der primären Spermatocyten pro Tubulusquerschnitt (●) und im Durchschnittsverhältnis A_p/A_d (○)

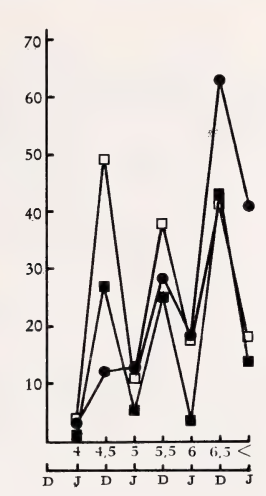


Abb. 8. Jahreszeitliche Schwankung in der Durchschnittszahl der primären Spermatocyten pro Tubulusquerschnitt – Vergleich zwischen Laboraffen und „freilebenden" Makaken. ● = Laboraffen (N = 60), ■ = Takasakiyama-Gruppe (N = 42), □ = Miyajima-Gruppe (N = 15)

Verhältnis der A_p-Spermatogonienzahl zu einem A_d-Spermatogonium

Von den beiden Spermatogonientypen wurden zusammen bis 500 für jedes Einzeltier gezählt und das Verhältnis der A_p-Spermatogonienzahl zu einem A_d-Spermatogonium berechnet (Tab. 1, Abb. 7 und 9). Über die morphologischen Eigentümlichkeiten der Zelltypen und die Bedeutung dieses Verhältnisses s. Tiba und Nigi (1980). Wie aus der Abb. 7 ersichtlich, ist eine Saisonschwankung hier sehr deutlich und die Verteilung der Durchschnittswerte gleicht im Prinzip derjenigen der Spermatocytenzahl. Bei den 5jährigen Tieren zeigte sich im Sommer kein deutlicher Abfall der Spermatocytenzahl und der Durchschnittswerte.

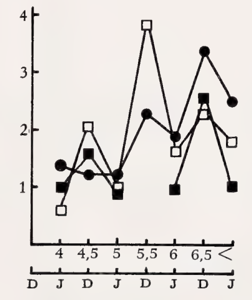


Abb. 9. Jahreszeitliche Schwankung im Durchschnittsverhältnis A_p/A_d – Vergleich zwischen Laboraffen und „freilebenden" Makaken. ● = Laboraffen (N = 44), ■ = Takasakiyama-Gruppe (N = 30), □ = Miyajima-Gruppe (N = 14)

Schwankungsweite in der Spermatogenese – Vergleiche mit freilebenden Tieren

Bei Betrachtung der Abbildungen gewinnt man den Eindruck, daß die Laboraffen weniger ausgeprägte zyklische Veränderungen als freilebende Makaken zeigen. Daher wurde eine statistische Prüfung auf Signifikanz des Unterschieds in der spermatogenetischen Schwankungsweite (Amplitude) zwischen den Labor- und Feldgruppen vorgenommen.

Die Schwankungsweite wurde folgenderweise festgestellt: Die in den Abbildungen 2–6, 8 und 9 dargestellten Mittelwerte für jede Tiergruppe seien Y_1, Y_2, Y_3——Y_7 (s. Abb. 10). Wenn man die Spanne zwischen den Werten für die zwei betreffenden Jahreszeiten berechnet (Y_2–Y_1,Y_2–Y_3, Y_4–Y_3,——Y_6–Y_7), ergeben sich die Werte der Tab. 2.

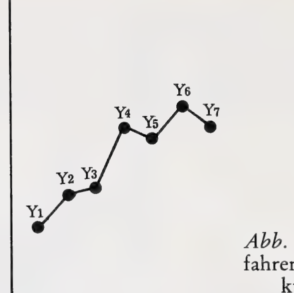


Abb. 10. Erklärung des Verfahrens, um die Schwankungsweite zu finden

Zur Feststellung und Sicherung des Unterschiedes wurden die entsprechenden Werte jeder Tiergruppe in der Tab. 2 miteinander verglichen und durch den „Wilcoxon's paired rank test“ geprüft (Ergebnisse s. Tab. 3).

Tabelle 2

Spanne zwischen den Durchschnittswerten für zwei aufeinanderfolgende Jahreszeiten

	Ø	B	P	M	Spd and Spz	P/Tub	Ap/Ad
			Laboratorium				
Y_2-Y_1	14,4	5,8	45,0	5,7	50,1	7,8	−0,13
Y_2-Y_3	−23,2	−1,2	−22,9	1,3	−0,6	−0,6	0
Y_4-Y_3	25,1	11,0	7,3	4,3	40,3	15,9	1,05
Y_4-Y_5	7,3	2,5	0,2	0,3	9,2	10,3	0,40
Y_6-Y_5	53,5	6,5	4,0	4,1	12,2	44,8	1,49
Y_6-Y_7	28,0	4,2	2,5	3,0	3,5	20,3	0,86
			Takasakiyama				
$Y_2'-Y_1'$	76,7	36,6	92,6	16,8	76,3	26,7	0,61
$Y_2'-Y_3'$	39,5	30,1	62,1	17,1	55,2	22,3	0,68
$Y_4'-Y_3'$	33,4	23,6	62,0	18,5	71,7	19,9	–
$Y_4'-Y_5'$	14,1	26,6	28,7	18,7	64,5	21,5	–
$Y_6'-Y_5'$	56,9	30,2	37,9	11,0	54,1	39,3	1,52
$Y_6'-Y_7'$	43,2	11,6	14,6	8,9	2,4	29,0	1,51
			Miyajima				
$Y_2''-Y_1''$	48,7	4,0	54,8	11,3	36,5	45,2	1,46
$Y_2''-Y_3''$	30,5	8,4	26,9	6,7	19,5	38,0	1,05
$Y_4''-Y_3''$	14,8	23,4	28,6	8,4	57,0	27,1	2,80
$Y_4''-Y_5''$	2,1	18,0	13,0	6,0	7,5	20,9	2,26
$Y_6''-Y_5''$	15,3	27,0	12,0	7,0	6,0	23,7	0,77
$Y_6''-Y_7''$	27,1	32,5	6,0	−1,0	0	23,0	0,49

Diskussion

Es werden heute viele Arbeiten über die Sexualfunktionen der Rhesusaffen *(Macaca mulatta)* unter kontrollierten Bedingungen im Laboratorium publiziert. Im allgemeinen herrscht die übereinstimmende Anschauung vor, daß im Gegensatz zur deutlich saisonbedingten Geburtsziffer bei den Rhesusaffen in wilden oder freilebenden Gruppen, Kolonien in Gefangenschaft eine viel weniger ausgeprägte Verteilung der Geburtenzahl im Jahresverlauf erkennen lassen (Eckstein und Kelly 1966; van Wagenen 1967; Valerio et al. 1970; Vandenbergh 1973; Catchpole und van Wagenen 1975). In bezug auf die

Tabelle 3

Signifikanzen der Unterschiede in der spermatogenetischen Schwankungsweite zwischen Laboraffen und freilebenden Makaken („Wilcoxon's paired rank test" n = 6)

	∅	B	P	M	Spd and Spz	P/Tub	A_p/A_d
Laboratorium vs Takasakiyama	*	*	*	*	*	*	?
Laboratorium vs Miyajima	—	*	*	*	—	—	—

* P < 0,05. – ? n in diesem Fall nur 4, daher keine Signifikanzprüfung.

Fortpflanzungsfähigkeit der männlichen Rhesusaffen im Laboratorium, ist über jahreszeitliche Schwankungen der Ejakulatsmenge (Valerio et al. 1970; Valerio et al. 1972; Wickings und Nieschlag 1980), der Plasmatestosteron-Konzentration (Plant et al. 1974; Robinson et al. 1975; Michael und Bonsall 1977; Michael und Zumpe 1977; Wickings und Nieschlag 1980) und des Sexualverhaltens (Michael und Keverne 1971; Michael und Zumpe 1971; Michael et al. 1975) berichtet worden. Nach Valerio et al. (1970) gibt es im Laboratorium keine saisonbedingte Azoospermie, wie Conaway und Sade (1965) sie bei freilebenden Rhesusaffen gefunden haben, aber jahreszeitliche Variationen hinsichtlich der Beschaffenheit des Samens waren deutlich.

In dieser Arbeit wird klar, daß die japanischen Makaken im Laboratorium immer noch deutlich erkennbare jahreszeitliche Schwankungen der Spermatogenese besitzen. Andererseits weisen die vorgelegten Ergebnisse, die kleinere spermatogenetische Amplitude bei den Laboraffen, auf eine Reduktion der strengen Jahreszeitlichkeit hin. Dieses ist anhand des Vergleiches der Laborgruppe mit dem Takasakiyama-Trupp deutlich zu zeigen. Auch der Vergleich mit dem Miyajima-Trupp ergab Anzeichen einer Verkleinerung der Amplitude, obgleich die Differenzen der Amplituden zwischen diesen Tieren und der Laborgruppe nicht so groß sind. Diese Tatsache könnte auf einen ursprünglichen Unterschied der Amplituden zwischen den verschiedenen freilebenden Gruppen hinweisen. Auf jeden Fall ist der Verfasser der Meinung, daß es eine Tendenz zur Reduktion der Saisonschwankungen der Spermatogenese in Gefangenschaft auch beim japanischen Makaken gibt und daß diese Erscheinung auf die regulierten Umweltbedingungen im Laboratorium zurückzuführen ist.

Im Sommer ergaben die Unterschiede der 4 Tiere im Alter von 5 Jahren (TK-167, O-220, SD-215, I-243 in Tab. 1) sehr hohe Mittelwerte. Diese Werte sind oft höher als die aus dem vorigen Winter. Weil solche Erscheinung bei den freilebenden Tieren nicht gefunden wurde, ist die Erhöhung der Durchschnittswerte im Sommer sehr bemerkenswert. Kann man dies als eine Besonderheit der jüngeren Laboraffen ansehen? Hier liegt eine Schwierigkeit. Angenommen, daß eine Langzeitbeobachtung an jedem der betreffenden Tiere durchgeführt worden wäre und daß im Sommer die meisten von ihnen höhere Werte als im vorigen Winter gezeigt hätten, dann wäre der Durchschnittswert daraus zuverlässig genug, um die Verstärkung der Spermatogenesetätigkeit ohne Zögern als eine allgemeine und deutliche Tendenz ansehen zu können. Die Langzeitbeobachtung aber war in der Praxis sehr schwierig. Nur zwei der Tiere wurden im Winter zuvor einer Biopsie unterzogen (TK-167 und O-220 s. Tab. 1). Vergleicht man bei diesen zwei Tieren die hohen Werte mit den entsprechenden Werten des vorigen Winters, so findet man folgendes: Bei TK-167 zeigen die Werte zwischen Januar–Juni 1977 deutliche Reduktion. Bei O-220 nehmen die Werte zwischen Dezember 1977–Juni 1978 teils ab, teils zu. Hieraus kann man keinen

Hinweis auf regelhafte Verstärkung der Spermatogenese im Sommer ableiten. Abgesehen von diesen beiden Tieren läßt SD-215, das nur einer einmaligen Biopsie im Sommer unterworfen wurde, viel höhere Werte erkennen als O-220. Danach muß man mit der Möglichkeit rechnen, daß der hohe Durchschnittswert der 4 Tiere von dem Tier SD-215 stark beeinflußt war. Ein ähnliches Phänomen, nämlich die Erhöhung der Mittelwerte, wurde auch im Sommer bei 12jährigen Laboraffen gefunden. Das ist aber nicht so erstaunlich, weil dergleichen gelegentlich, wenn auch nicht oft, auch bei freilebenden erwachsenen Tieren vorkommt (Tiba und Nigi 1980).

Auch in dieser Untersuchung wurde wie in unserer früheren Arbeit (Tiba und Nigi 1980) festgestellt, daß das Verhältnis A_p/A_d eine deutliche Saisonschwankung aufweist. Diese Tatsache scheint für die Aufklärung der cytologischen Mechanismen hinsichtlich des Erhalts des Keimmaterials außerhalb der Fortpflanzungszeit und des Wiederbeginns der Spermatogenese in der Fortpflanzungszeit bedeutsam zu sein.

Abschließend sei angemerkt, daß in dieser Arbeit nicht geklärt wird, auf welchen Umweltfaktor die Reduktion der spermatogenetischen Amplitude zurückzuführen ist. Obwohl der Einfluß des Lichtes höchstwahrscheinlich wichtig ist, sollte man auch einen Einfluß der Raumtemperatur in Betracht ziehen. Diese schwankte während des Untersuchungstermins, obgleich nicht ganz stabil gehalten, sehr viel weniger als in der natürlichen Umwelt der Affen.

Danksagung

Ich bin Herrn Prof. Dr. T. Ishikawa an der Hokkaido-Universität für die Durchsicht des Manuskriptes zu Dank verpflichtet.

Zusammenfassung

An einer Gesamtzahl von 40 im Labor gehaltenen japanischen Makaken wurden Hodenbiopsien durchgeführt und jahreszeitliche Schwankungen in der Spermatogenese untersucht. Eine Jahreszeitlichkeit war immer noch deutlich erkennbar. Aber im Vergleich mit freilebenden Tieren wurde festgestellt, daß die Laboraffen eine Tendenz zur Abschwächung der strengen Jahreszeitlichkeit zeigen.

Literatur

Butler, H. (1974): Evolutionary trends in primate sex cycles. Contrib. Primatol. **3**, 2–35.

Catchpole, H. R.; van Wagenen, G. (1975): Reproduction in the rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. In: The Rhesus Monkey. Vol. 2: Management, Reproduction and Pathology. Ed. by G. H. Bourne. New York: Academic Press, pp. 137–138.

Conaway, C. H.; Sade, D. S. (1965): The seasonal spermatogenic cycle in free-ranging rhesus monkeys. Folia primatol. **3**, 1–12.

Eckstein, P.; Kelly, W. A. (1966): A survey of the breeding performance of rhesus monkeys in the laboratory. Symp. Zool. Soc. Lond. **17**, 91–112.

Kawai, M.; Azuma, S.; Yoshiba, K. (1976): Ecological studies of reproduction in Japanese monkeys *(Macaca fuscata)*. I. Problems of the birth season. Primates **8**, 35–74.

Michael, R. P.; Keverne, E. B. (1971): An annual rhythm in the sexual activity of the male rhesus monkeys, *Macaca mulatta*, in the laboratory. J. Reprod. Fertl. **25**, 95–98.

Michael, R. P.; Zumpe, D. (1971): Patterns of reproductive behavior. In: Comparative Reproduction of Nunhuman Primates. Ed. by E. S. E. Hafez, Springfield: Charles C. Thomas, pp. 205–242.

Michael, R. P.; Zumpe, D.; Plant, T. M.; Evans, R. G. (1975): Annual changes in the sexual potency of captive male rhesus monkeys. J. Reprod. Fert. **45**, 169–172.

Michael, R. P.; Bonsall, R. W. (1977): A three-year study of an annual rhythm in plasma androgen levels in male rhesus monkeys *(Macaca mulatta)* in a constant laboratory environment. J. Reprod. Fertl. **49**, 129–131.

Michael, R. P.; Zumpe, D. (1977): Annual cycles of aggression and plasma testosterone in captive male rhesus monkeys. Psychoneuroendocrinology **3**, 217–220.

Nigi, H. (1975): Menstrual cycle and some other related aspects of Japanese monkeys *(Macaca fuscata)*. Primates **16**, 207–216.

Nigi, H. (1976): Some aspects related to conception of the Japanese monkeys *(Macaca fuscata)*. Primates **17**, 81–87.

Nigi, H.; Tiba, T.; Yamamoto, S.; Floescheim, Y.; Ohsawa, N. (1980): Sexual maturation and

seasonal changes in reproductive phenomena of male Japanese monkeys *(Macaca fuscata)* of the Takasakiyama troop. Primates **21**, 230–240.
Plant, T. M.; Zumpe, D.; Sauls, M.; Michael, R. P. (1974): An annual rhythm in the testosterone of adult male rhesus monkeys maintained in the laboratory. J. Endocrinol. **62**, 403–404.
Robinson, J. A.; Scheffler, G.; Eisele, S. G.; Goy, R. W. (1975): Effects of age and season on sexual behaviour and plasma testosterone and dihydrotestosterone concentration of laboratory-housed male rhesus monkeys *(Macaca mulatta)*. Biol. Reprod. **13**, 203–210.
Tiba, T.; Nigi, H. (1975): Unregelmäßig aufgebaute Zellgemeinschaften des Samenepithels beim free-ranging japanischen Makak *(Macaca fuscata)* in der Paarungszeit. Primates **16**, 379–398.
Tiba, T.; Nigi, H. (1980): Jahreszeitliche Schwankung in der Spermatogenese beim „free-ranging" japanischen Makak *(Macaca fuscata)*. Zool. Anz. **204**, 371–387.
Valerio, D. A.; Laverage, W. E.; Besenhaver, J. C.; Thornett, H. D. (1970): The analysis of male fertility, artificial insemination and natural matings in the laboratory breeding of macaques. In: Medical Primatology 1970. Ed. by E. I. Goldsmith and J. Moor-Jankowski, Basel: Karger, pp. 515–526.
Valerio, D. A.; Leverage, W. E.; Munster, J. H. (1970): Semen evaluation in macaques. Lab. Anim. Care **20**, 734–740.
Valerio, D. A.; Johnson, P. P.; Leverage, W. E.; Thompson, G. E. (1972): Laboratory breeding and husbandry of macaues, African green monkeys and greater bushbabies. In: Medical Primatology 1972. Part 1. Ed. by E. I. Goldsmith and Moor-Jankowski, Basel: Karger, pp. 156–165.
Vandenbergh, J. G. (1973): Environmental influences on breeding in rhesus monkeys. Symp. 4th Int. Congr. Primatol. Vol. 2: Primate Reproductive Behaviour. Ed. by C. H. Phoenix, Basel: Karger, pp. 1–9.
Wagenen, G. van (1967): Fertility of the colony-born male macaque. Folia primatol. **5**, 241–246.
Wickings, J.; Nieschlag, E. (1980): Seasonality in endocrine and exocrine testicular function of the adult rhesus monkey *(Macaca mulatta)* maintained in a controlled laboratory environment. Intern. J. Androl. **3**, 87–104.

Anschrift des Verfassers: Dr. Tosiro Tiba, Monkey Care Laboratory, Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, Aichi, 484 Japan

Frontier disputes between the West- and East-European house mouse in Schleswig-Holstein, West Germany

By K. van Zegeren and G. A. van Oortmerssen

Department of Genetics, Biology Centre, University of Groningen, Haren (Gn.), The Netherlands

Receipt of Ms. 10. 6. 1981

Abstract

In the framework of a comparative behaviour study of the house mice *Mus m. domesticus* and *Mus m. musculus* mice were trapped in East Holstein (W. Germany), through which the borderline between the areas of both subspecies could be established rather accurately: viz, leading from Plön to Lütjenburg. In the laboratory a behavioural study was performed with descendants of these mice, as well as with descendants of *domesticus* and *musculus* mice caught in Holland respectively Poland. No clear or systematic differences were found in their way of life, in their exploratory and social behaviour, with the exception of a difference in tolerance between adult males. The aggressive behaviour of dominant males led in *domesticus* to a higher mortality among subordinate males than in *musculus*. In confrontations between male *domesticus* and *musculus* the heavier *domesticus* males always became the winners. This result may explain the shift of the borderline between both subspecies in an eastward direction.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4606-0363 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 363–369

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Introduction

The borderline between the areas of the West-European (*Mus musculus domesticus* Rutty) and East-European house mouse (*Mus musculus musculus* L.) goes right across Europe, from Denmark to the Adriatic Sea (see Fig. 83 in Reichstein 1978). In all probability both subspecies have spread over Europe mainly in connection to the spreading of the human grain cultures: *domesticus* via North Africa and Spain over western Europe, *musculus* (as a split off of *spicilegus*) from the South East over Central and East Europe (Freye and Freye 1960; Schwarz and Schwarz 1943; Zimmermann 1949). Presumably about 3000 B. C. (see below) *domesticus* and *musculus* met each other, and since then there has been a zone of contact between both subspecies. Not much is known concerning the exact position of this zone through the ages. Hunt and Selander (1973), who made an extensive investigation of allozyme-frequencies in *domesticus* and *musculus* populations at both sides of their border line in Jütland (Denmark), supposed that this border had been located much more westerly ("several hundred miles") in earlier times. Their assumption is based on an article of Waterbolk (1968) about (among other things) the spreading of the farming cultures in prehistoric Europe. According to Waterbolk these cultures are of twofold origin: on one hand the "Danube" cultures which spread over Central and East Europa via the Balkan, and on the other hand the "West-Mediterranean" cultures which dispersed from the South-West over western Europe. About 3000 B. C. these western and Danube cultures should have made contact, presumably in an area extending from the French Alps to the North Sea. However, not much can be said about the question where the principal regions of contact were: these may have been in France, the Netherlands or North-West Germany (Waterbolk 1968).

The contact between western and eastern European cultures will have led to contact between *domesticus* and *musculus*. It seems reasonable as well to suppose (as Hunt and Selander 1973 do) that the border between both subspecies has been located more westerly formerly but as long as no more is known about the original regions of contact one can hardly say something reliable about the extent of the shift. Anyway, hybridization between both subspecies may have taken place already during some 5000 years. In the laboratory both forms prove to cross-breed: if not at random, at least without a clear tendency for assortative mating (Hunt and Selander 1973).

In nature, however, only a narrow "hybrid zone" is found. Ursin (1952), performing morphometric research on mice from Jütland, mentions that he found populations of hybrid character in a zone of about 50 kilometers wide, running almost east-west accross South-Jütland. Only in a zone of a few kilometers wide he observed mice with such characters that he could not judge anymore which subspecies they resembled most (some characters being identical to those of the one subspecies, some identical to those of the other, and some in between). Hunt and Selander (1973), sampling mice in the same area for the determination of isozyme frequencies, found that for many enzymes investigated the two subspecies possess different allozymes. The nearer the borderline, the more decreases the frequency of the allozyme of the one subspecies, and the more increases that of the other. In a part of their study area, 90 % of the transition in genetic respect proved to occur over a distance of about 20 kilometers.

So, with regard to morphology as well as genetics, no gradual transition exists in the border area between both subspecies: on the contrary, it is rather abrupt. The occurrence of narrow zones of hybrid animals between two populations, that live allopatric for the rest, is a wellknown phenomenon, and usually it appears when two populations of one and the same origin meet each other again after a long period of isolation ("secondary intergradation"; Mayr 1963). Often both populations have not yet diverged so far for selective mating to take place, and the absence of a gradual transition between the two

populations can (or must) be ascribed to incomptability between both parental genotypes. In addition it is possible that other, behavioural or ecological, isolation mechanisms are operating, inhibiting the production of hybrids because behaviour and way of living of both subspecies may have diverged so much that encountering and mating chances between individuals of both subspecies diminished (see van Oortmerssen 1971).

In this study we have tried to detect differences in behaviour between the subspecies, which may possibly give some insight in the existence of a behavioural isolating mechanism between them. For this purpose apart from *domesticus* mice from Holland and *musculus* mice from Poland, mice of both subspecies have been studied which were caught in their border region in Holstein.

Materials and methods

Mice

All mice studied descended from wild caught mice. Concerning the Dutch and Polish mice, all were caught on one locality (Groningen, respectively Warsaw); the mice from Holstein came from several places. The founder mice from Germany were trapped in November-December 1973, for the larger part in corn sheds belonging to country-estates, sometimes on farms. *Domesticus* and *musculus* can be easily distinguished in the field: *musculus* has a whitish belly fur with a "demarcation line" on the flanks; *domesticus* usually has a gray coloured belly without such a side line. The fur of *domesticus* is on the whole more grayish, that of *musculus* more brownish. Furthermore *domesticus* mice are usually a little larger and heavier, with a relatively larger tail and more tail rings (see for morphology Freye and Freye 1960; Reichstein 1978; Schwarz and Schwarz 1943; Ursin 1952; Zimmermann 1949).

In all our experiments we compared mice from four localities: Dutch and German *domesticus*, and German and Polish *musculus*. In the experiments in which the behaviour of individual mice was observed, only male mice were used; 15 males of each locality were always compared.

Experimental conditions

Experiment (1): A habitat choice test and a study of individual exploratory behaviour.

In cages of 150 × 80 × 80 cm exploratory behaviour of individual mice was studied. After that, the mice were left in the cages to do a habitat choice: in the cages possibilities were offered for nestbuilding and living underground as well as overground. Frequencies or durations were scored of various behaviour elements like: upright posture, sniffing, attention posture, grooming, digging, climbing.

Experiment (2): A comparative study of the social behaviour.

Groups were always started with 3 males and 3 females, either descending from one nest (called "litters"), or all from different nests and placed together at three weeks, the age of weaning (called "samples"). They were placed in small barns (4 × 4 m), in which food and nesting opportunities were present ad lib, but without possibilities for emigration. The groups were placed in these barns at ages of 8–12 weeks; each had only half such a barn to its disposal. Nature and frequencies of interactions were studied with help of a tape-recorder and a computer program. Of all four localities two litters and two samples were tested.

Experiment (3): Confrontations between individual *domesticus*- and *musculus*-males on the borderline between their adjacent territories.

These confrontations took place in cages of 60 × 30 cm, with two compartments: each mouse was placed in its compartment 24 hours before the test, and was probably not able to perceive the other mouse at all.

Experiment (4): Confrontations between groups of *domesticus* and *musculus* mice.

These groups were first involved in exp. (2), in which each of two groups had disposed of half a barn. Now the barrier between the living areas of two groups was removed, and the mice could interact freely.

Results

Catches in Holstein

The places where *domesticus, musculus* and hybrid mice were caught in Holstein, are shown in Fig. 1. The border between *domesticus* and *musculus* lies in the valley that connects the cities Plön and Lütjenburg. At Breitenstein, near Plön, 24 mice were caught,

12 of which had a dark belly, 10 had a light belly, and 2 with a fur colour and colour distribution that was somewhere between those of both subspecies. Later measurements on other morphological features, generally used in distinguishing the subspecies (see Materials and Methods), confirmed that a number of these mice indeed could be considered as hybrids. At Lammershagen, some kilometers west of the line Plön–Lütjenburg, 7 large, dark bellied and longtailed *domesticus*-mice were caught; at Mühlenfeld, some kilometers

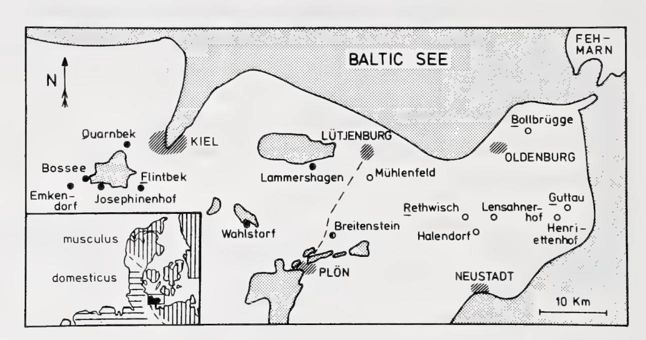


Fig. 1. Catching sites of house mice in East Holstein. Most catches are from country-estates, the others of farms in villages. In the latter cases, the first letter of the name of the village has been underlined. For sake of orientation, large towns have been drawn in as well. ● *Mus m. domesticus*; ◐ Hybrids; ○ *Mus m. musculus*; – – – –: borderline between both subspecies

east of this line, 6 smaller, lightbellied and shorttailed *musculus* mice were found. (The distance between Lammershagen and Mühlenfeld amounts to 10 kilometers as the crow flies.) Apart from the catches at Breitenstein (10 males, 14 females), a total of 22 *domesticus* mice (14 males, 8 females) were caught on seven different places, and 29 *musculus* mice (15 males, 14 females), also on seven places.

Experiment 1: Habitat choice and exploratory behaviour

Clear and systematic differences between *domesticus* and *musculus* were not found, nor indications for the occurrence of "character displacement" (the phenomenon that when the regions of two, otherwise allopatric living species or subspecies overlap each other partly, the differences between both are stressed in the zone of coexistence: see Brown and Wilson 1956). In our test-situation, most mice of both subspecies preferred to settle underground (*Mus m. domesticus:* 27 out of 30 males, *Mus m. musculus:* 22 out of 30).

Experiment 2: Social behaviour

In this experiment, too, no clear differences between mice from the four localities were found, with the exception of the degree of tolerance of adult males towards each other. This difference in tolerance led to differences in mortality of subordinate males: see Table. In all groups, of both subspecies, a hierarchical dominance structure developed: one male became the dominating territory holder, the other two got wounded and became outcasts. In the *domesticus* samples all subordinate males died within 14 days after the start of the experiment. This only happened in one *musculus* sample (a German one); in the other three *musculus* samples the outcast males stayed alive much longer: in the two Polish samples till the end of the experiment (3 respectively 8 weeks from the start), while in the other West-German *musculus* sample both outcast males died at last after about 8 weeks. In one *domesticus* litter both subordinates were dead within 24 hours, while in the other three litters only one subordinate died within 14 days, and the other stayed alive till the end of

Table

Mortality among subadult males

SAMPLES

day:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
N :	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	2	2	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0
G^d :	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	0	0
G^m :	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
P :	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

LITTERS

day:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
N :	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1
G^d :	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
G^m :	2	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
P :	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

The number of subordinate males, alive on the 14 consecutive days from the start of the experiments, are indicated. Of each of the four origins, in the "sample" as well as in the "litter" series (see text), two replicas were studied. N = *domesticus* mice from the Netherlands, G^d = *domesticus* mice from West-Germany, G^m = *musculus* mice from West-Germany, P = *musculus* mice from Poland

the experiment (after 8 weeks). In both Polish *musculus* litters the outcasts stayed alive; in one German *musculus* litter the same thing happened, while in the other one both subordinates died within 5 days.

The difference between *domesticus* and *musculus* concerning the mortality of subordinate males within two weeks after the start of the experiments, is significant with Fisher's exact probability test on the .05 level: see Fig. 2. Clearly, *domesticus* subordinates have smaller chances for survival than *musculus* subordinates.

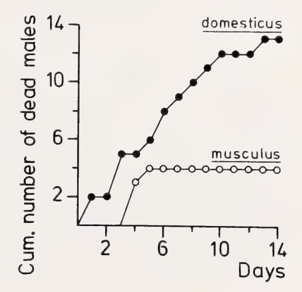


Fig. 2. Cumulative number of subordinate males deceased during the first 14 days after the start of the experiments

Experiment 3: Confrontations between *domesticus* and *musculus* males

In 2 out of 15 confrontations no aggressive interactions were observed, but in all other 13 tests the *domesticus* male became the winner. This male was also always the heavier one: the weights of the *musculus* males used varied between 20–25 g while all *domesticus* males were heavier than 25 g.

Experiment 4: Confrontations between *domesticus* and *musculus* groups

Two experiments have been performed. In the experiment in which confrontations between West-German *domesticus* and *musculus* mice were studied, only one male in each group, viz, the dominant one, had survived in exp. (2). After the removal of the barrier between the living areas of both groups, the *musculus* male was found dead within 24

hours. In the experiment in which Dutch *domesticus* (1 dominant male left) and Polish *musculus* (3 males) were confronted, the dominant *musculus*-male died within 24 hours, and the *musculus*-subordinates followed within a few days. In both experiments the *musculus*-females (3 per group) became outcasts, and were only tolerated in a single nest cage. Such a repudiation process, however, also occurs when the mice should have belonged to the same subspecies. In both experiments the clear advantage of the *domesticus* males was coupled to a higher body weight.

Discussion

Several animal species and subspecies show a North-South directed region of contact through Central-Europe (THORPE 1979; WHITE 1978). Our mousetrapping in Holstein has led to a more precise localization of the border line between *domesticus* and *musculus* in this area: up till now it was known of only one mouse with hybrid characters caught at Plön in 1930 (MOHR 1931). The location of the borders between both subspecies in South-Jütland and East-Holstein seems to indicate that *domesticus* has driven a wedge in the *musculus* area as a result of which the *musculus* of Jütland were separated from the German *musculus*. This agrees well with the data of HUNT and SELANDER (1973) that introgression of *domesticus* alleles in *musculus* populations is larger than in the reverse direction. It agrees also with their suggestion that the border between both subspecies has been shifted in eastward directions. The differential winning chances of the two subspecies in agonistic interactions give an explanation for how this shift could have taken place. Although we are still uncertain about the origin of the differences between *domesticus* and *musculus* (probably a consequence of adaptations to different environments, see e. g. HUNT and SELANDER 1973), we now know the consequences of contact between both. Where *domesticus* mice have established themselves, no *musculus* male will be able to settle down. But, whenever a *domesticus* male arrives in *musculus* area, a fair chance exists that sooner or later the *musculus* mice will be driven away. It remains uncertain to which degree mixing up with *musculus* females will happen.

Further study is needed on the problem whether the greater competitive abilities of *domesticus* males are connected to a higher aggressivity (VAN OORTMERSSEN 1971), or are a consequence of their higher body weight (the influence of body weight on chances of winning fights and establishing territories in *domesticus* is evident: VAN ZEGEREN 1980). A better understanding of the isolation mechanisms operating between the two subspecies and leading to the narrowness of the hybrid zone, will be derived from further field research in situ and more extensive behavioural observations in the laboratory, concerning hybrid mice as well.

Acknowledgements

We are much indebted to Dr. H. REICHSTEIN of the Institut für Haustierkunde, Neue Universität, at Kiel. He introduced one of us to Holstein and was very helpful in finding trapping sites. Further thanks go to all estate owners and farmers who allowed trapping and gave shelter. Mr. H. MULDER made the drawings, Dr. R. F. HOEKSTRA corrected the English, and Mrs. L. W. KROL-POSTEMA typed the manuscript.

Zusammenfassung

Grenzstreitigkeiten zwischen der west- und der ost-europäischen Hausmaus in Schleswig-Holstein, Bundesrepublik Deutschland

Die Grenze zwischen den Hausmaus-Unterarten *Mus musculus domesticus* und *M. m. musculus* wurde in Ost-Holstein untersucht und verläuft hier über Plön und Lütjenburg (Fig. 1). Die Vermischungszone zwischen beiden Formen ist schmal. Vergleiche der Lebensweise, des Erkundungs- und Sozialverhaltens im Laboratorium zeigten nur einen Unterschied zwischen Angehörigen der beiden

Unterarten aus den Niederlanden und Holstein bzw. aus Holstein und Polen: Bei *domesticus* führten die Angriffe dominanter Männchen häufiger zum Tode der unterlegenen Männchen als bei *musculus*. In Konfrontationen zwischen Männchen der verschiedenen Unterarten siegten immer die (schwereren) *domesticus*-Tiere. Ihre Überlegenheit könnte die Verschiebung der Unterartgrenze nach Osten erklären.

Literature

Brown, W. L.; Wilson, E. O. (1956): Character displacement. Syst. Zool. **5**, 49–64.

Freye, H. A.; Freye, H. (1960): Die Hausmaus. Wittenberg: Die Neue Brehm-Bücherei.

Hunt, W. G.; Selander, R. K. (1973): Biochemical genetics of hybridisation in European house mice. Heredity **31**, 11–33.

Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. Harvard Univ. Press: Cambridge Massachusetts.

Mohr, E. (1931): Die Säugetiere Schleswig-Holsteins. Naturwiss. Ver. Altona/Elbe, Hamburg.

Oortmerssen, G. A. van (1971): Biological significance, genetics and evolutionary origin of variability in behaviour within and between inbred strains of mice *(Mus musculus)*. A behaviour-genetic study. Behaviour **38**, 1–92.

Reichstein, H. (1978): *Mus musculus* Linnaeus, 1758 – Hausmaus. In: Niethammer, J.; Krapp, F. (1978): Handbuch der Säugetiere Europas, Band 1, Rodentia I. Wiesbaden: Akad. Verlagsgesellschaft.

Schwarz, E.; Schwarz, H. K. (1943): The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus* Linnaeus. J. Mammalogy **24**, 59–72.

Siegel, S. (1956): Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York: McGraw-Hill.

Thorpe, R. S. (1979): Multivariate analysis of the population systematics of the ringed snake, *Natrix natrix* (L.). Proc. Roy. Soc. Edinburgh **78 B**, 1–62.

Ursin, E. (1952): Occurrence of voles, mice and rats (Muridae) in Denmark. Vidensk. Medd. Dansk Nat. For. **114**, 217–244.

Waterbolk, H. T. (1968): Food production in prehistoric Europe. Science **162**, 1093–1102.

White, M. J. D. (1978): Modes of speciation. Freeman: San Francisco.

Zegeren, K. van (1980): Variation in aggressiveness and the regulation of numbers in house mouse populations. Neth. J. Zool. **30**, 635–770.

Zimmermann, K. (1949): Zur Kenntnis der mitteleuropäischen Hausmäuse. Zool. Jb. (Syst.) **78**, 301–322.

Authors' address: Dr. G. A. van Oortmerssen and Dr. K. van Zegeren, Department of Genetics, Biology Centre, University of Groningen, Kerklaan 30, Haren (Gn.), The Netherlands

The African rodent *Colomys goslingi* Thomas and Wroughton, 1907 (Rodentia: Muridae) – a predator in limnetic ecosystems

By F. Dieterlen and B. Statzner

Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
Zoologisches Institut 1 der Universität (T. H.) Karlsruhe

Receipt of Ms. 25. 2. 1981

Abstract

The African rodent *Colomys goslingi* (Muridae) nearly always lives close to running waters. In this study the feeding biology of this species, based mainly on the morphology of the intestinal tract, on stomach contents, and on observation of its preying behaviour is investigated.

Evidently *Colomys* is a predator in limnetic ecosystems, as running water invertebrates heavily predominate in the stomach contents. In the laboratory *Colomys* also fed on vertebrates (fishes, tadpoles), which were actively hunted. High sensory performances of *Colomys* can be expected in

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4606-0369 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 369–383

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

conjunction with the different patterns of preying behaviour, which in the natural habitat is assumed to occur in three modes: passive filter feeding, active hunting, and active collecting.

The feeding biology of *Colomys goslingi* as a whole is not comparable to any other known within the rodents.

Introduction

Rodents are usually roughly classified as "vegetarians", although a relatively large percentage of the species and the genera feeds on both, plant and animal material, and some species are truely omnivorous. However, truely carnivorous species, which ingest more than 50 % or even 80 % animal food, are very rare.

Of the African rodents only few representatives of the families Cricetidae and Muridae can be classified as mainly or exclusively carnivorous. Within the Cricetidae the Dendromurine *Deomys ferrugineus* feeds between 80–100 % on insects (Dieterlen 1976b). The rare species *Leimacomys büttneri* – also a member of the Dendromurinae – seem to feed on material comparable to the food of *Deomys* (Dieterlen 1976b). Within the family Muridae carnivorous feeding is known for species of the genera *Zelotomys* (Misonne 1965) and *Lophuromys* (Dieterlen 1976a). Eight of the nine known species of the latter genus feed between 50–100 % on insects. A further representative of the Muridae, the monospecific *Colomys goslingi*, is generally known as a predator near or in forest brooks, a peculiar feeding habit in the family. However, details on the composition of the food as well as on the feeding behaviour of this species are completely unknown.

These details are of special interest, because the preying behaviour of this nocturnal murid in running water could be expected to require a highly developed sense of orientation. The high turbulence of natural running waters probably makes the hunt for its prey more difficult. Moreover, the current presents a certain risk of accident, particularly for small animals. These topics were the main reasons for this study. In addition, investigations on the relationship between higher vertebrates and limnetic ecosystems are of more general interest, as such researches have rarely been done up to now. The main concern with rodents has been the influence of their building activities on the structure of inland waters (cf. Hynes 1972), whilst the predation of species of this order of mammals has hardly been mentioned in the limnologic literature.

Therefore this paper deals exclusively with the feeding biology of *Colomys goslingi*. A further publication will deal more comprehensively with the systematics, ecology, and biology of this species and will sum up the adaptions in morphology and feeding biology of rodents living near or in inland waters.

Short characterization of *Colomys goslingi*

Colomys goslingi can be easily identified by the colouration of its dense woolly coat, which is unique within African Muridae. The upper side is brown-gray with red or black shades, the ventral side is purely white. The mean values of some important characteristic measurements of the body of the adult animal are as follows: length of the head and body 125 mm, length of the tail 160 mm, length of the hind foot 37–38 mm, weight 55–60 g. The unusual long hind foot, which amounts to about 30 % of the length of the head and body, is one conspicuous fact. Other striking characteristics are the shape of the mouth region and the arrangement of the extremely long vibrissae (cf. Fig. 2). Further characteristics will be published elsewhere.

The distributional area of *Colomys* is roughly restricted to the central African forest region and its branches. Evidence of *Colomys* is concentrated in the East and Northeast of the Zaire. It is not clear in the moment, whether *Colomys* is evenly distributed over the whole African forest region or not. A clear patchy distribution is known from North Zambia, East Africa, and Ethiopia. Evidence for the Southern Sudan is quite new (Dieterlen and Rupp 1979). Due to the fact that *Colomys* is restricted to running waters in (mainly) primary forest and its abundance in such areas is quite low the species is regarded as being a rare one. Thus, only 150–200 specimens are in the collections of the museums of the world.

Material and methods

A total of 55 specimens of *Colomys* was captured with snap traps (using, in most cases, peanuts as bait) by DIETERLEN in Zaire and Rwanda and by RUPP and NIKOLAUS in Southern Sudan. The period between the trapping and the removal of the dead specimens from the traps was between 2 and 12 hours.

A subsample of 21 specimens was investigated with regard to the length relations of different structures in the digestive tract and/or a rough classification of the stomach contents immediately after removal from the traps. After cutting the mesentery the whole intestinal tract was stretched on a cardboard, eventually fixed by a needle, and the single parts, small intestine, coecum, and colon were measured in this position. For investigation of stomach contents the stomachs were opened and the food was transferred into glasses with alcohol (ca. 70 %), in which the material was stored until further examination in the laboratory. The 21 specimens further investigated in this study are briefly characterized in Table 1. It is important to note that the specimens, from which the stomach contents were studied, belonged to four different groups: all specimens with a K in front of the collection number came from brooks in the mountain region (Parc National du Kahuzi-Biega = PNKB). The only exception: K 2799 was captured at the edge of a swamp. All specimens with an I in front of the collection number came from brooks in the lowland region (Irangi), and a single specimen (N 1385) was trapped in the Southern Sudan. A detailed description of all trapping areas will be given by DIETERLEN (in preparation).

Table 1

Specimens of *Colomys goslingi* examined in this study

Number in collection	Sex	Weight	Date of collection	Place of collection
K 1298⁺	♂	54 g	21/ 1/72	Tshibinda/PNKB
K 2427⁺	♀	52 g	13/10/72	Lemera-Nyabuhuga/PNKB
K 2469⁺	♀	64 g	9/11/72	Lemera-Nyabuhuga/PNKB
K 2470⁺	♀	65 g	9/11/72	Lemera-Nyabuhuga/PNKB
K 2471⁺	♂	57 g	9/11/72	Lemera-Nyabuhuga/PNKB
K 2624⁺	♀	52 g	14/ 2/73	Lemera-Nyabuhuga/PNKB
K 2799⁺	♂	55 g	12/10/74	Mukaba/PNKB
K 2929⁺	♂	64 g	20/10/74	Mt. Kahuzi/PNKB
I 366⁺	♂	62 g	13/10/71	Irangi/East Zaire
I 543⁺	♂	50 g	5/ 1/72	Irangi/East Zaire
I 545⁺	♀	59 g	6/ 1/72	Irangi/East Zaire
I 736⁺	♀	52 g	22/ 3/72	Irangi/East Zaire
I 750⁺	♂	50 g	23/ 3/72	Irangi/East Zaire
I 1173⁺	♀	46 g	16/ 8/72	Irangi/East Zaire
I 1724	♀	60 g	27/ 2/73	Irangi/East Zaire
N 1385⁺	–	–	28/ 1/79	Gilo/Imatong Mts/Sudan
D 3448	♀	52 g	20/ 8/64	Uinka/Rwanda
D 3450	♂	60 g	21/ 8/64	Uinka/Rwanda
D 3451	♂	38 g	21/ 8/64	Uinka/Rwanda
D 3497	♂	42 g	27/ 8/64	Uinka/Rwanda
D 3515	♀	64 g	2/ 9/64	Uinka/Rwanda

⁺ = stomach content investigated; PNKB = Parc National du Kahuzi-Biega, Zaire.

In the more detailed analysis of the food the larger particles in the stomach contents were sorted out with the help of a stereomicroscope[1]. Afterwards the remaining fine food mash was transferred into aqueous potassium hydroxide and boiled until the liquid became clear. From this liquid single chitinous parts could be sorted out, which were important for the determination of the prey.

As the captured *Colomys* stayed in the traps for different periods (cf. above), their stomach contents were more or less digested. Moreover, the compact structures of the prey were more or less broken down. The degree of disintegration obviously depends on the kind and size of the prey as well as on the different chewing intensities of the single *Colomys* specimens. Thus the difficulty in

[1] This material is stored in the collection of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart.

determining the organisms depended on the condition of the stomach content. In addition, the level reached in the determination depends, particularly if a more or less crushed food mash from a tropical predator is considered, on the experience and the collection of intact food organisms of the investigator (ST.). Both decrease in the following order: Hydropsychidae – Trichoptera – limnetic invertebrates – terrestrial invertebrates – vertebrates – plants. While a caddisfly was probably able to be determined to the generic level with the help of a single chitinous part, this was not possible e. g. in terrestrial spiders, from which a part of the eye-rows or a part of the spinning mammilla was found and the determination ended at the level of Araneae.

All these factors were a handicap during the analysis, especially if quantitative aspects of the food items are considered – a field that is well described methodically in fish studies (cf. Windell 1971). Thus the quantitative treatment of the stomach contents is mainly justified by the unique material under study and the fact that the more detailed determination of the limnetic food items will allow conclusions about the preying behaviour of *Colomys* in natural running waters.

The observations of the feeding behaviour in the laboratory (D.) are based on one adult male, which was trapped on 8th Aug. 1972 near a brook in the primary forest of Lemera/PNKB. This male was caught in the trap by its right hind foot, which was slightly hurt. The foot remained crippled. However, the crippled foot did not hinder the animal's movement or preying behaviour. After transport to Germany the male lived from the 11th Aug. 72 until its death on 17th Febr. 75 in a plastic terrarium, 100 × 60 × 60 cm. In the terrarium it inhabited a small burrow made from pressed peat mold. A plastic basin 40 × 30 cm was placed in its living space and it was always filled with fresh water, usually up to a height of 3–4 cm. All observations on the feeding behaviour were carried out in this terrarium. As *Colomys* is nocturnal, this was done with the help of a weak light, which obviously did not affect the animal's behaviour.

The male was usually fed with dead shrimps *(Crangon crangon)*, live prey, such as Oligochaeta, tadpoles, of fishes (cf. below) was offered occasionally.

Feeding biology of *Colomys goslingi*

The aim of this chapter is to describe all known facts relating to the feeding biology of *Colomys*, i. e. besides results on the preying behaviour and the stomach contents, morphological and ecological details of *Colomys* will also be presented.

Morphology of the intestinal tract

It is a well accepted rule that the length of the intestinal tract in relation to the body length as well as the relation of the length of the different compartments of the intestinal tract relative to each other is different in carnivorous and herbivorous mammals. This is also confirmed in some African Muridae by Dieterlen (1967).

The length of the intestinal tract of *Colomys* only amounts to 5,8-times the head and body length – a low value, typical for carnivorous Muridae.

The length of different parts of the intestinal tract is given in Table 2. The length of the whole intestinal tract of *Colomys* is relatively short compared to that of herbi- or omnivorous rodents and the relative lengths of the coecum and the large intestine are also short. The relative length of the different parts of the intestinal tract is comparable to that of *Lophuromys* (cf. Table 2). The latter genus is well known to feed mainly on animal food items (Dieterlen 1976a).

Remarks on the natural habitat and the preying behaviour in the field

Nearly all specimens of *Colomys* from East Zaire and Rwanda captured by one of us (D.) came from the immediate vicinity of freshwaters. Although trap lines were set up in all biotopes in a lot of different forest regions, most of the trapped *Colomys* were caught not further than 5 m from running waters. The same was observed by Rupp and Nikolaus (pers. comm.), who captured numerous specimens in the Sudan (Imatong Mts. and the region south of Yei), by Kingdon (1974) in the Bwamba forest in Uganda, and by Eisentraut (1975) in West Cameroon. Trapped *Colomys* are very rarely reported from

Table 2

Relations in the intestinal tract of *Colomys goslingi* compared to that of well known carnivorous Muridae, *Lophuromys* spp.

(Data on the latter from DIETERLEN 1976a)

Number in collection	Head and body	Length (in mm) of Small intestine	Coecum	Large intestine	Total intestine
K 2427	105	510	25	70	605
K 2469	130	570	30	80	680
K 2470	126	600	30	80	710
K 2471	120	540	35	90	665
K 2624	115	460	20	70	550
I 1173	115	500	25	70	595
I 1724	120	620	25	80	725
D 3448	112	610	30	80	720
D 3450	117	690	30	95	815
D 3451	103	560	25	80	665
D 3497	107	560	30	75	665
D 3515	121	790	30	100	930
Mean:	116	584	26	81	691
Range:	103–130	460–790	20–35	70–100	550–930
Relative length of the single parts of the intestinal tract		84,5 %	3,8 %	11,7 %	
The same in *Lophuromys*		77 %	7 %	16 %	

swamps or the edges of swamps (MISONNE 1963). The material studied here contains only one specimen trapped at the edge of a swamp (Mukaba/PNKB), at a distance of about 100 m from an outflowing brook. Although *Colomys* is closely linked to the above mentioned freshwater biotopes, it was occasionally observed in the houses of humans near the courses of streams, where it fed on stored provisions (KINGDON, 1974; NIKOLAUS pers. comm.).

The preying behaviour of *Colomys* in the field was observed and uniquely described by KINGDON (1974):

"I have watched *Colomys* searching for food in watery mud; the animal wades through the water raising itself as high as it can on its toes. While the forelegs are occupied sifting mud and debris, the hindlegs are sometimes placed very wide apart to achieve balance. The nose is held close to the water's surface with the vibrissae spread out so that they are in contact with the water: presumably they assist in the detection of prey disturbed by the sifting hands. A quick pounce marks a capture and the prey may then be taken to a drier spot. When the object is a worm, the rat works it vigorously through the hands pushing the body contents down the length of the worm as it swallows the head first. The animals's whiskers are the object of constant grooming and there can be little doubt that the peculiar muzzle and vibrissae are an important specialization . . .".

The diet in the natural habitat

All the 15 somaches studied contained macroinvertebrates (Table 3). Fairly intact plant material (?seeds, ?buds, fragments of leaves) were found in only two stomaches. Moreover, nearly every stomach contained small amounts of detritus material, which is assumed to come from the intestinal tracts of the preyed macroinvertebrates, for several of the prey taxa are known to be detritivorous.

Obviously the information on the food items based on the stomach contents greatly depends on the degree of digestion of the food mash. Thus, quantitative aspects must be considered with caution.

Table 3

Stomach contents of *Colomys goslingi*

The specimens of *Colomys* are grouped according to the regions, the sexes, and within the sexes from left to right in order of decreasing weight. The food items are grouped according to the habitat in which they were usually found

		Near brooks in PNKB							Swamp Mukaba, PNKB	Irangi						Gilo, Im. Mts	
		♂♂			♀♀				♂	♂♂			♀♀				
Degree of digestion		K2671 high	K2929 high	K1298 low	K2470 high	K2469 high	K2427 low	K2624 low	K2799 medi.	I366 medi.	I543 high	I750 low	I545 high	I736 medi.	I1173 high	N1385 high	
C: Psephenidae	(l)				2	1						1					almost lotic
T: Cheumatopsyche	(l)						1										
T: Hydropsyche	(p)												1				
	(l)												1				
T: Leptonema	(p)				1			1									
	(l)			2	4	1	1	9									
T: Macronema	(l)											13		2			
T: Thylakion	(l)						1										
T: Philopotamidae	(l)						1					1					
D: Simuliidae	(l)						1										
C: Elmidae	(i)			1								1					
	(l)												1			1	
E: Baetidae	(l)	1		1	1	1						1	1				
L: Pyralidae	(l)						1										
D: Rhagionidae s.l.	(l)						1										
T: Goerodes	(p)								4								limnetic
	(l)		2	24		1	34		47								lotic and/or lentic
T: Lepidostomatidae	(p)							?7									
	(l)		3	1					1								
P: Neoperla	(l)			2	2	1											
E: Heptageniidae	(l)	1			1												
T: Leptoceridae	(l)	2		1			1					2		1		?4	
T: Polycentropodidae	(p)							?1									
	(l)							?3									
D: Chironomidae	(l)															1	
E: Leptophlebiidae	(l)	1														?4	

D: Dixidae	(l)											2				1	almost lentic
T: Leptocerina	(l)														31		
O: Libellulidae	(l)								3								
H: Belostomatidae	(l)													?1			
H: Veliidae	(i)															?1	
Nematomorpha							?1										
T: Hydropsychidae	(i)			1							?1						unknown
D: Tabanidae	(l)						1							?1			
D: Limoniidae	(l)									2		1					
insecta indet.	(p)			1				1		1							
Lepidoptera	(l)						?1				1	1					terrestric
Coleoptera	(i)												1				
	(l)									17							
insecta wings (C, D, and indet.)						1	1			1			1		2		
Gastropoda						1					1						
Araneae		1					2	1		2	1						
hairs					+												
plant material				+	+												
Arthropoda indet.				+							+				+	+	
Total		6	5	34	11	7	48	23	55	23	4	23	5	5	33	12	

PNKB: Parc National du Kahuzi-Biega. ? in front of values: identification uncertain. Large letter in front of the food items indicate insect orders: C: Coleoptera, D: Diptera, E: Ephemeroptera, H: Heteroptera, L: Lepidoptera, O: Odonata, P: Plecoptera, T: Trichoptera, (i): imago, (p): pupa, (l): larva.



Table 3

Stomach contents of *Colomys goslingi*

The specimens of *Colomys* are grouped according to the regions, the sexes, and within the sexes from left to right in order of decreasing weight. The food items are grouped according to the habitat in which they were usually found

		Near brooks in PNKB							Swamp Mukaba, PNKB	Irangi						Gilo, Im Mts	
		♂♂			♀♀				♂	♂♂			♀♀				
Degree of digestion		K2671 high	K2929 high	K1298 low	K2470 high	K2469 high	K2427 low	K2624 low	K2799 medi.	I366 medi.	I543 high	I750 low	I545 high	I736 medi.	I1173 high	N1385 high	
C: Psephenidae	(l)				2	1						1					almost lotic
T: Cheumatopsyche	(l)						1										
T: Hydropsyche	(p)												1				
	(l)												1				
T: Leptonema	(p)				1			1									
	(l)			2	4	1	1	9									
T: Macronema	(l)											13		2			
T: Thylakion	(l)						1										
T: Philopotamidae	(l)						1					1					
D: Simuliidae	(l)						1										
C: Elmidae	(i)			1								1					
	(l)												1			1	
E: Baetidae	(l)	1		1	1	1						1	1				
L: Pyralidae	(l)						1										
D: Rhagionidae s.l.	(l)						1										
T: Goerodes	(p)								4								limnetic
	(l)		2	24		1	34		47								lotic and/or lentic
T: Lepidostomatidae	(p)							?7									
	(l)		3	1					1								
P: Neoperla	(l)			2	2	1											
E: Heptageniidae	(l)	1			1												
T: Leptoceridae	(l)	2		1			1					2		1		?4	
T: Polycentropodidae	(p)							?1									
	(l)							?3									
D: Chironomidae	(l)															1	
E: Leptophlebiidae	(l)	1														?4	
D: Dixidae	(l)											2				1	almost lentic
T: Leptocerina	(l)														31		
O: Libellulidae	(l)								3								
H: Belostomatidae	(l)													?1			
H: Veliidae	(i)															?1	
Nematomorpha							?1										
T: Hydropsychidae	(i)			1							?1						unknown
D: Tabanidae	(l)						1							?1			
D: Limoniidae	(l)									2		1					
insecta indet.	(p)			1				1		1							
Lepidoptera	(l)						?1				1	1					terrestric
Coleoptera	(i)												1				
	(l)									17							
insecta wings (C, D, and indet.)						1	1			1			1		2		
Gastropoda						1					1						
Araneae		1					2	1		2	1						
hairs					+												
plant material				+	+												
Arthropoda indet.				+							+				+	+	
Total		6	5	34	11	7	48	23	55	23	4	23	5	5	33	12	

PNKB: Parc National du Kahuzi-Biega. ? in front of values: identification uncertain. Large letter in front of the food items indicate insect orders: C: Coleoptera, D: Diptera, E: Ephemeroptera, H: Heteroptera, L: Lepidoptera, O: Odonata, P: Plecoptera, T: Trichoptera, (i): imago, (p): pupa, (l): larva

Most of the food items were doubtless of limnetic origin. A few prey groups cannot be classified according to their origin, as they may live either limnetic or terrestrial (cf. Badcock 1953 for the submersal occurrence of imagines of Hydropsychidae), or could not be identified. Material of terrestrial origin also occurred. The latter may be numerous in single stomachs (e. g. I 366), but seems to be of minor importance if all stomachs examined are considered. Gastropods, of which a radula and an operculum were found but no parts of the shells, were classified as terrestrial ones, for truely aquatic snails were not found in the running waters of that region (Statzner 1975; Viets and Böttger 1974). This is probably due to the low calcium concentration in the water mentioned by Statzner (1975).

From the 294 identified specimens in the prey about 85 % were doubtless of limnetic origin, about 3% were of unknown and about 12% were of terrestrial origin (cf. Fig. 1). It remains uncertain whether the food items of unknown and terrestrial origin were captured inside or outside the water. It is a well known fact, that terrestrial invertebrates which have fallen into running waters drift downstream in or on the water (e. g. Bailey 1966; Tobias and Thomas 1967; Thomas 1970).

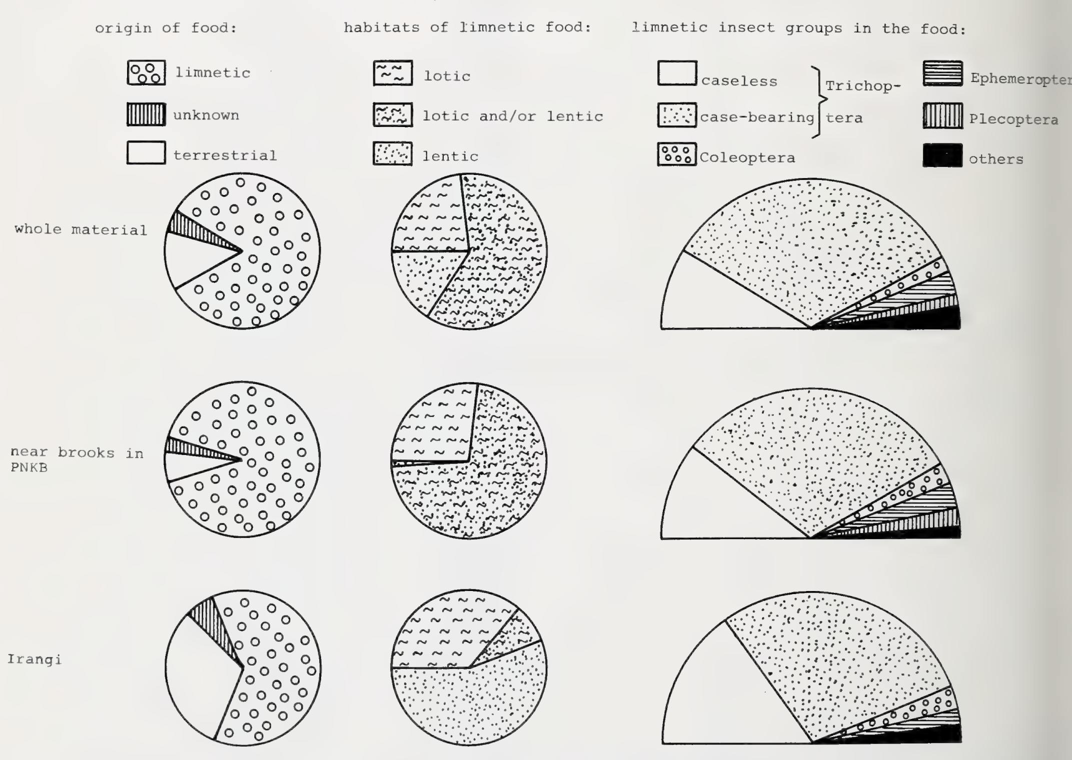


Fig. 1. Proportion (%) of different food items in the stomach contens of *Colomys goslingi*

Also the classification of the habitats of the limnetic food items cannot prove conclusively that the prey was captured in the habitat mentioned. Migrations are common in the benthic fauna and can occur regularly or occasionally during the development of a species. Besides this, single specimens can usually be found in atypical habitats in any running water. Thus the classification "lotic" (swift flowing water) and "lentic" (still water) are accompanied by an "almost". This almost is further justified by the fact, that some of the

higher taxa also have representative species in other habitats, e. g. in the group of almost lotic food items Baetidae or Elmidae are sometimes found in still waters, i. e. the classification is established mainly for running waters in the Kivu-region (Zaire), based on personal experience (ST.) as on the literature (MARLIER 1954a, b; STATZNER 1973, 1975).

Before going into further details, some points must be briefly discussed: There is no evidence that the sex or the weight of the *Colomys* specimens influenced the stomach contents, although individual differences in the food items occurred. These differences cannot be caused by the fact that the stomaches examined came from specimens captured in all seasons. From a large emergence trap run above a brook in the Kivu-region for 16 months (BÖTTGER 1975; KOPELKE 1978; LEHMANN 1979; STATZNER 1976; ZWICK 1976) we know, that seasonal differences in the emergence of aquatic insects may occur. However, all abundant species studied emerged over the whole year, i. e. larvae must also be present in the aquatic habitat all the year round. Thus the data of Table 3 are roughly comparable, at least if material from the areas PNKB and Irangi is considered.

Table 3 demonstrates that qualitatively all aquatic groups frequently present in lotic and lentic habitats of African running waters occurred in the stomaches of *Colomys.* If the material from the different regions as well as the limnetic food items are treated separately, more details of the feeding biology of *Colomys* become obvious (Table 3, Fig. 1). In Irangi *Colomys* fed more on terrestrial food items than in the Kahuzi-region, which is probably caused by the lower benthic biomass in running waters near Irangi compared to that in the mountain brooks near the Kahuzi (cf. STATZNER 1975; VIETS and BÖTTGER 1974). Differences also exist in the amount of food ingested from lentic and lotic and/or lentic habitats in both regions. However, these differences are mainly due to two food items: *Leptocerina,* a case bearing caddis larva which is able to swim in calm water (MARLIER 1954a) was ingested in great quantities by one specimen of *Colomys* in Irangi, and *Goerodes,* which is assumed to be more abundant in the mountain region (cf. STATZNER 1975), was frequently preyed on in the brooks in the PNKB. Also the *Colomys* captured near the swamp of Mukaba contained numerous larvae of that caddis fly, probably because a running water was situated near the trapping points (cf. above). The genus *Goerodes* is known only from running waters (MARLIER 1962). The differences in the food items ingested between the PNKB and Irangi were to some extent caused by further changes in the benthic fauna, which exhibited a normally occurring altitudinal zonation in that region (STATZNER 1975). However, the classification of the prey according to the limnetic insect groups (Fig. 1) indicates, that the stomach contents reflect more than only the fauna present in the habitats of *Colomys.* If one compares this data with that of the percentage distribution of the fauna in benthic (STATZNER 1975; VIETS and BÖTTGER 1974) or emergence (BÖTTGER 1975) samples of that region, it becomes evident that *Colomys* fed highly selectively. Caddis flies, especially case-bearing ones, are heavily over-represented, whilst Diptera especially are highly under-represented in the stomach contents. This may be related to the size of that prey. However, the smallest animals found in the stomaches were from the Leptoceridae (length: 3 mm) and the Chironomidae (length: 2 mm), i. e. from the case-bearing caddis flies and the Diptera. Thus the difference in size is assumed to be not the only factor leading to the above mentioned differences, a fact we will come back to later in the discussion.

Another topic that will be discussed later is that *Colomys* fed also on pupae of Trichoptera. Before the pupal molt the caddis larvae attach themselves to stones, branches, etc., i. e. if such food items occur in the stomaches, they probably are removed by *Colomys* from the natural substratum. E. g. *Leptonema* or *Macronema* construct pupal cases with larger gravel, which are fixed in places with a fast flowing current. The removal of those pupal cases must be assumed to be quite difficult for any small predator. Unfortunately, *Colomys* never ingested the cases of caddis flies, i. e. the pupal stage was identified with the help of parts of the pupae itselves and not with parts of pupal cases. As the "pharate

imago" (i. e. the free moving stage before the imaginal ecdysis) of caddis flies as well as the pupal exuvia, which may remain in the water after emergence, can be found in the drift (i. e. the free flowing water), we tried to differentiate between the three stages of pupal material, i. e. pupa from the pupal chamber – pharate imago – pupal exuvia. This was not so easy, as parts of the genitalia or wings of the pupa or the old larval exuvia from the pupal chamber, which can be used for the above mentioned classification, were probably overlooked in the food mash. From this examination the following resulted: *Leptonema*-"pupae" were probably pharate imagines, whilst the "pupa" of *Hydropsyche* was an exuvia and the "pupae" of Lepidostomatidae (incl. *Goerodes*) belonged most probably to all three categories, i. e. pupae picked up from the substratum as well as pharate imagines and pupal exuviae, both from the free flowing water, were preyed on.

Observations on the preying behaviour in captivity

As mentioned above, the male *Colomys* observed in captivity was usually fed with shrimps. Terrestrial snails with houses were rejected by that *Colomys.* Of the plant material offered only sunflower seeds were regularly eaten, sometimes also cooked potatoes. Grain, apples, or different vegetables were repeatedly offered, but were all rejected or used in the construction of the burrow.

After nightfall the animal left the burrow, not timidly but with some caution, ran around and then entered the plastic basin, which was filled with water and gravel, without hesitation. If the water was deeper than 4–5 cm it raised itself as high as it could on its toes, as described by KINGDON (cf. above). Shallower water was clearly preferred. Deep water, which forced the animal to swim, was rarely entered voluntarily, not even if food could be found at such places.

As described by KINGDON (1974) *Colomys* moved around with its vibrissae dipped up to half their length in the water while hunting. It persistently sat at the edge of the basin and held the vibrissae into the water (Fig. 2). *Colomys* remained in this position up to several minutes. This behaviour was shown even when no living prey agitated the water surface or no dead food was offered in the water. This resting behaviour was interrupted by short exkursions into the shallow water or another, peculiar behaviour, which cannot be interpreted with certainty up till now: it immersed its head up to the eyes into the water and moved its mouth e.g. 5–6-times up and down – this behaviour was often observed and can probably be interpreted as drinking. However, it is difficult to understand, why the head must be immersed so deeply into the water in order to drink.

Fig. 2. Colomys goslingi, resting at the edge of the water. The vibrissae are dipped into the water

This male *Colomys*, which was only fed with dead shrimps and occasionally with live Oligochaeta during the first months in captivity, was offered 16 living tadpoles for the first time in May 1973. The tadpoles were put into the plastic basin, which contained water of about 2 cm deep. The next morning all the tadpoles had disappeared. A few days later approximately the same number of tadpoles (length: 15–20 mm) were offered in the basin. In a weak illumination it could be observed, that *Colomys*

immediately entered the water and ran around, searching for the prey (Fig. 3a). With fast pendulum movements of the head, which were obviously induced by the tactile response of the vibrissae, *Colomys* followed the tadpoles, which dispersed in the basin. After 3 seconds *Colomys* had captured the first tadpole, which was immediately eaten (Fig. 3b). All this happened so quickly, that the *Colomys* hat eaten 5 tadpoles within about 1 minute, during which it hunted, ate, and rested. Based on these observations it is assumed that the sense of vision is unimportant for the preying behaviour. The only sense organs used in detecting the prey seemed to be the vibrissae, particularly the numerous short ones situated around the mouth.

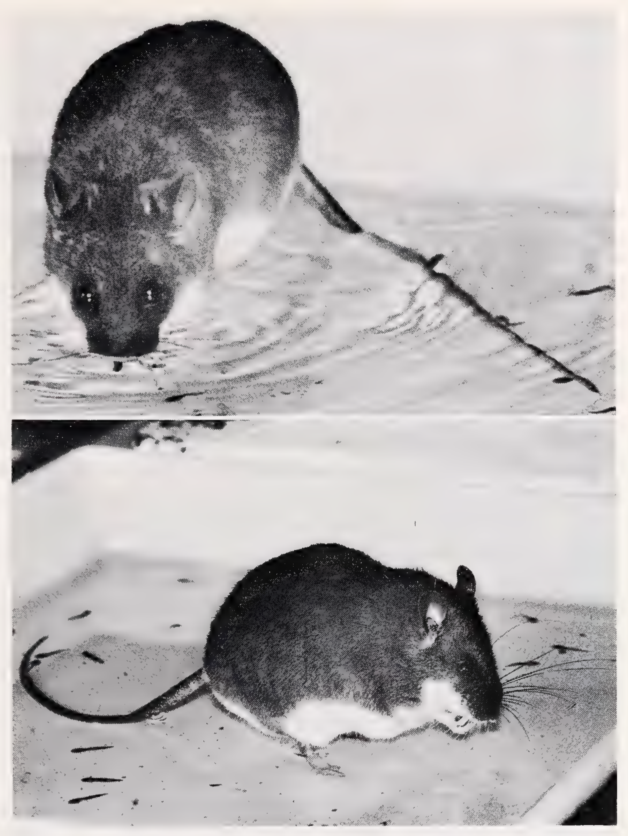


Fig. 3. Colomys goslingi, preying on tadpoles and fishes. – a: Searching for tadpoles in shallow water, the vibrissae are dipped into the water; b: Feeding on a tadpole

Two months later 14 guppies *(Lebistes reticulatus)* were offered in the large basin. Probably due to the deep water these guppies did not interest *Colomys* at first. However, all guppies hat disappeared by the next morning. Some weeks later 2 guppies, a male and a female, were put into the basin, where the water was 3–4 cm deep. Immediately after the fishes had been put into the water, *Colomys* left its burrow and quickly investigated the terrarium, which had been cleaned before. Then it entered into the basin and few seconds later it noticed the fishes. Immediately it put the head into the water and followed the fishes as fast as possible, changing direction as jerkily as the fishes. If *Colomys* lost the fish out of its tactile sense, which occurred if a fish was more than 8–10 cm away, it raised its head out of the water and rested for few seconds. Then it started hunting again.

Just as it lost the fishes, if they were a longer distance away, it seemed to get tactile stimulus, if it approached a fish up to 8–10 cm. As this distance is longer than the vibrissae are, which reach a maximum length of 5 cm, *Colomys* must be able to detect something sent out by the fishes.

In contrast to the tadpoles, the guppies tried to escape quickly and *Colomys* lost one or the other of the fishes between 10–20-times, always starting the hunt again after a short rest period (cf. above). After about 3 minutes the smaller fish, the female, was captured by *Colomys. Colomys* ate that fish, beginning with the head, at the edge of the basin. Immediately after it had finished its meal it started to hunt the second guppy, which was

captured after 2 minutes. The fish was trapped in a moment, when it tried to pass near the *Colomys*, i.e. it swam in the direction of its predator's head, approaching from the front. The observations suggest that fishes swimming away from the *Colomys* cannot be caught so easily. It seemed probable that this behaviour could also be used in the field. There *Colomys* can drive fishes, detected in the shallow water of a brook, in the direction of the bank and capture them at the moment when the fishes try to escape swimming towards the predator.

That second fish was also eaten, again *Colomys* started with the head of the fish.

Discussion

Obviously *Colomys goslingi* is a carnivorous rodent, which only occasionally feeds plant material. As mentioned in the introduction, this behaviour is not unique in this mammal order. However, its diet, which is largely based on limnetic macroinvertebrates and, as was shown in the observations in captivity, even on limnetic vertebrates, is almost unique within the rodents. Such a specialization in food items is only known from a species from Middle America, *Rheomys underwoodi.* In the stomachs of that species a large amount of insect larvae, other invertebrates, and one fish were also found (Hooper 1968). *Rheomys* belongs, together with the also tropical new-world genera *Ichthyomys, Anotomys, Daptomys,* and *Neustictomys*, to the so-called *Ichthyomys*-group of the Hesperomyinae (Cricetidae). In its morphology and its diet this *Ichthyomys*-group is more or less adapted to the life in or near water (cf. Starrett and Fisler 1970). Another group of rodents with differently developed adaptions to aquatic life are the Hydromyinae (Muridae), with a distribution in Australia, New Guinea, and the Philippines.

Within the Muridae the food items ingested by *Colomys* are highly specialized and no representative of this family with comparable food items is known. In addition this isolated position of *Colomys* is emphasized by some morphological facts.

As shown in this study, the intestinal tract is adapted to carnivorous feeding in a typical way. Furthermore the area of the muzzle where the vibrissae are inserted is different from all known Muridae and also the volume of the brain case is larger when compared with that of terrestrial Muridae of similar body weight (Stephan, pers. comm.).

These two latter facts, in particular, are assumed to be related to the preying behaviour of this species, as will be discussed in detail later.

Generally the morphological adaptions of *Colomys* to life in water are relatively poorly developed, as far as the shape of the ears and the tail are concerned. And indeed the field observations of Kingdon (1974) and those made in the laboratory investigation described above suggest that *Colomys* tries to avoid deeper water and prefers more shallow water, which is probably caused by the close relation of *Colomys* to running waters. Swimming in deep water of e.g. a mountain brook presents the risk of being thrown against a stone etc.

In spite of the poor adaptions to aquatic life in the outer morphology, *Colomys* feeds on limnetic food items to a large extent, and probably both, the long, dense, and uniquely inserted vibrissae and the unique relative volume of the brain allow this species, to be a little bit "afraid of water" although limnetic food items are preferred.

How is that possible? The curious behaviour of *Colomys* in dipping its vibrissae into the water while resting at its edge suggests that the animal captures its food by passive filtration of the organic drift in such a position. The organic drift is a phenomenon occurring in all natural running water (cf. reviews of Bournaud and Thibault 1973; Müller 1974; Waters 1972), and detached benthic macroinvertebrates are transported downstream in the drift in the free flowing water. Terrestrial invertebrates also drift downstream on the surface of the water. In general, the drift densities are higher during the night than during the day, i.e at periods when *Colomys* is active, drifting animals occur frequently. These

drifting animals are assumed to be filtered from the flowing water with the help of the vibrissae. The peculiar structure at the base region of the vibrissae is presumed to allow the detection of very weak stimuli and it is postulated that drifting animals are perceived with the help of the vibrissae. Regarded from the front the distances between the vibrissae are approximately 0.5 mm, a "mesh size", which is frequently used by limnologists in drift studies. The fact that pupal exuviae and probably pharate imagines of Trichoptera were found in the natural diet, both very tpyical (surface-) drifts items, supports the idea that *Colomys* may be a passive filter feeder, at least a facultative one.

Passive filter feeders are common in running waters. However, they belong to the invertebrates. Of the vertebrates fishes are well known to feed on drift (e.g. BAILEY 1966; ELLIOTT 1973; METZ 1974), but to the best of our knowledge no mammal which feeds on the drift as a passive filter feeder in running waters has been reported up till now.

The observations in the laboratory show that *Colomys* is able to hunt its food actively. Of special interest is the fact that the prey organisms are detected in the water without *Colomys* being in direct contact with the prey. Again the peculiar vibrissae are regarded as the sense organ which enable this detection via water movements coming from the escaping prey. Even in the plastic basin this is a remarkable sensory performance, because, besides the water movements coming from the prey, there are a lot of other waves caused by the movement of *Colomys* itself, and the mouse must be able to "sort out" those from the prey organisms. In natural running waters the flow is always turbulent, even in shallow areas, and in this case such a sensory performance must be much more discriminative. Probably the problem of "sorting out" water movements coming from the prey is overcome by the special volume of the brain mentioned above. Further it may be possible that the sensory apparatus enable even the detection of the respiration currents made by gill or body movements of a lot of benthic invertebrates in running waters. Of all the benthic fauna known from the study area the respiration currents are expected to be strongest in case-bearing Trichoptera, which force the water out through the back opening of the case by means of undulatory movements of the abdomen. This may explain the heavy over-representation of case-bearing Trichoptera, which probably were picked up from the substratum (cf. below), in the natural diet of *Colomys*. The detection of such indistinct water movements are known from decapodes (TAUTZ and SANDEMAN 1980), which are able to perceive very low amplitudes of water particles.

Doubtless the underwater orientation of *Colomys* is well developed and prey can be detected without direct contact. These observations are in contrast to those of KINGDON (1974), who noticed that the sifting hands were used to search for the prey. These sifting movements were not observed in the *Colomys* kept in the laboratory. Nevertheless *Colomys* must be able to "work" under water, at least fixed pupae of Trichoptera are removed from the substratum, i.e. *Colomys* can collect the benthic fauna actively. The removal of fixed pupae of Trichoptera and of several benthic invertebrates, e.g. larvae of Psephenidae, Elmidae, or Heptageniidae, from e.g. stones needs some force. If the lotic component of the diet is not captured from the drift, *Colomys* must be able to do this work at fairly high current speeds.

At the present stage of knowledge it cannot definitely decided, whether *Colomys* is a passive filter feeder, an active hunter, or an active collector in its natural habitat – presumably it is able to feed in all the three ways. What can be definitely stated is that *Colomys goslingi* is a highly specialized predator in African running waters, which in any case exhibits remarkable sensory performances. This puts the species into an isolated position within the rodents, particularly if African ones are considered.

Acknowledgements

The field studies of Dieterlen, which lasted, with interruptions, from 1963 until 1974, were supported by the Fritz-Thyssen-Stiftung, the Stiftung Volkswagenwerk, and the Deutsche Forschungsgemeinschaft. The studies of Statzner were partially supported by the Stiftung Volkswagenwerk. All these funds are grateful acknowledged. Thanks are further due to Hans Rupp † and Gerhard Nikolaus (Gilo, Southern Sudan), who provided one of us (D.) with specimens of *Colomys* and to Liz Mole (Karlsruhe), who corrected the English manuscript.

Zusammenfassung

Die afrikanische Waldbachmaus Colomys goslingi Thomas and Wroughton, 1907 (Rodentia; Muridae) – eine räuberisch lebende Art an Fließgewässern

Der nachtaktive *Colomys goslingi* (Muridae) ist ein afrikanisches Nagetier, das fast ausschließlich in unmittelbarer Nähe von Fließgewässern vorkommt. Die Untersuchung der Mageninhalte von 15 Individuen zeigt, daß die Art in ihrem natürlichen Lebensraum fast ausschließlich carnivor ist. Diese Carnivorie spiegelt sich auch in der Morphologie des Darmtraktes wider. Den größten Anteil an den Mageninhalten stellten benthische Makroinvertebraten aus Fließgewässern.

Beobachtungen im Labor machten deutlich, daß *Colomys* auch in der Lage ist, limnische Wirbeltiere zu jagen (Fische, Kaulquappen). Während solcher Jagden kann *Colomys* seiner Beute im Wasser folgen, ohne in direktem Kontakt mit ihr zu sein. Es wird deshalb angenommen, daß die eigenartigen Vibrissen, deren Ausbildung uns von keinem anderen Vertreter der Muridae bekannt ist, eine bedeutende Rolle bei der Ortung der Beute spielen. Als Reize werden in diesem Zusammenhang von der Beute ausgehende Bewegungen des Wassers angesehen.

Bezieht man das gesamte gegenwärtig vorliegende Wissen über die Ernährungsbiologie von *Colomys* ein, scheinen für diesen Nager drei Weisen der Ernährung im natürlichen Lebensraum möglich: Ernährung als passiver Filtrierer, als aktiver Jäger und als aktiver Sammler.

Zweifelsohne zeigt *Colomys* im Zusammenhang mit seiner Ernährungsbiologie hohe Sinnesleistungen. In ihrer Gesamtheit ist diese Ernährungsbiologie mit keiner bislang bekannt gewordenen bei den Nagetieren vergleichbar.

References

Badcock, R. M. (1953): Observation of oviposition under water of the aerial insect *Hydropsyche angustipennis* (Curtis) (Trichoptera. Hydrobiologia **5**, 222–225.

Bailey, R. G. (1966): Observations on the nature and importance of organic drift in a Devon river. Hydrobiologia **25**, 353–367.

Böttger, K. (1975): Produktionsbiologische Studien an dem zentralafrikanischen Bergbach Kalengo. Arch. Hydrobiol. **75**, 1–31.

Bournaud, M.; Thibault, M. (1973): La dérive des organismes dans les eaux courantes. Ann. Hydrobiol. **4**, 11–49.

Dieterlen, F. (1967): Ökologische Populationsstudien an Muriden des Kivugebietes (Congo). Teil I. Zool. Jb. (Syst.) **94**, 369–426.

— (1967a): Die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* Peters, 1874. Vergleiche an Hand neuer Daten zur Morphologie, Ökologie und Biologie. Stuttg. Beitr. Naturk. Serie A (Biologie) **285**, 1–96.

— (1976b): Bemerkungen über *Leimacomys büttneri* Matschie, 1893 (Dendromurinae; Cricetidae; Rodentia). Säugetierk. Mitt. **24**, 224–228.

Dieterlen, F. und Rupp, H. (1979): Erstnachweise von sechs Kleinsäugerarten für den Sudan. Afr. Small Mammal Newsl. **3**, 12–15.

Eisentraut, M. (1975): Weiterer Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. Bonn. Zool. Beitr. **26**, 76–93.

Elliott, J. M. (1973): The food of brown and rainbow trout *(Salmo trutta* and *S. gairdneri)* in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. Oecologia **12**, 329–347.

Hooper, E. T. (1968): Habitats and food of amphibious mice of the genus *Rheomys*. J. Mammalogy **49**, 550–553.

Hynes, H. B. N. (1972): The ecology of running waters. 2nd impr. (1st publ. 1970). Liverpool: Liverpool University Press.

Kingdon, J. (1974): East African mammals. An atlas of evolution in Africa. Vol. II B. London and New York: Academic Press.

Kopelke, J.-P. (1978): Taxonomische, morphologische und ökologische Studien an den Ephemeroptera (Insecta) aus der Emergenz des zentralafrikanischen Bergbaches Kalengo. Diss. Univ. Kiel.

Lehmann, J. (1979): Chironomidae (Diptera) aus Fließgewässern Zentralafrikas (Systematik, Ökolo-

gie, Verbreitung und Produktionsbiologie). Teil I: Kivu-Gebiet, Ostzaire. Spixiana Suppl. **3**, 1–144.

Marlier, G. (1954a): Recherches hydrobiologiques dans les rivières du Congo Oriental. II. Etude écologique. Hydrobiologia **6**, 225–264.

— (1954b): Ecologie et éthologie des Trichoptères du Congo Oriental. Ann. Mus. Congo Tervuren in – 4°, Zool. **1**, 457–463.

— (1962): Genera des Trichoptères de l'Afrique. Ann. Mus. roy. Afr. centr. Tervuren, in – 8°, Sci. Zool. **109**, 1–261.

Metz, J.-P. (1974): Die Invertebratendrift an der Oberfläche eines Voralpenflusses und ihre selektive Ausnutzung durch die Regenbogenforelle *(Salmo gairdneri)*. Oecologia **14**, 247–267.

Misonne, X. (1963): Les rongeurs du Ruwenzori et des régions voisines. Explor. Parc natn. Albert, Sér. 2, **14**, 1–164. Institut des parcs nationaux du Congo et du Rwanda, Bruxelles.

— (1965): Rongeurs. Explor. Parc natn. Kagera, Sér. 2, **1**, 77–118. Institut des parcs nationaux du Congo et du Rwanda, Bruxelles.

Müller, K. (1974): Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. Annu. Rev. Ecol. Syst. **5**, 309–323.

Starrett, A.; Fisler, G. F. (1970): Aquatic adaptions of the water mouse *Rheomys underwoodi*. Contr. in Sci. (Los Angeles County Mus.) **182**, 1–14.

Statzner, B. (1973): Zur Longitudinalzonierung und Produktion eines zentralafrikanischen Fließgewässersystems (Tshinganda/Luhoho, République du Zaire) unter besonderer Berücksichtigung der Köcherfliegen (Trichoptera, Insecta). Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel.

— (1975): Zur Longitudinalzonierung eines zentralafrikanischen Fließgewässersystems unter besonderer Berücksichtigung der Köcherfliegen (Trichoptera, Insecta). Arch. Hydrobiol. **76**, 153–180.

— (1976): Die Köcherfliegen-Emergenz (Trichoptera, Insecta) aus dem zentralafrikanischen Bergbach Kalengo. Arch. Hydrobiol. **78**, 102–137.

Tautz, J.; Sandeman, D. C. (1980): The detection of waterborne vibration by sensory hairs on the chelae of the crayfish. J. exp. Biol. **88**, 351–356.

Thomas, E. (1970): Die Oberflächendrift eines lappländischen Fließgewässers. Oikos/Supll. **13**, 45–64.

Tobias, W.; Thomas, E. (1967): Die Oberflächendrift als Indikator periodischer Aktivitätsverläufe bei Insekten. Entomol. Zeitschrift **77**, 153–163.

Viets, K. O.; Böttger, K. (1974): Zur Systematik und Ökologie rheophiler Hydrachnellae (Acari) Zentralafrikas. Teil I. Acarologia **16**, 106–159.

Waters, T. F. (1972): The drift of stream insects. Annu. Rev. Entomol. **17**, 253–272.

Windell, J. T. (1971): Food analysis and rate of digestion. In: Ricker, W. E. (ed.): Methods for assessment of fish production in fresh waters. 2nd ed. IBP Handbook **3**, 215–226.

Zwick, P. (1976): *Neoperla* (Plecoptera, Perlidae) emerging from a mountain stream in Central Africa. Int. Revue ges. Hydrobiol. **61**, 683–697.

Authors' addresses: Dr. F. Dieterlen, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Schloß Rosenstein, D-7000 Stuttgart 1, F. R. Germany; Dr. B. Statzner, Zoologisches Institut 1 der Universität (T. H.), Kornblumenstr. 13, Postfach 6380, D-7500 Karlsruhe 1, F. R. Germany

Distribution and abundance of sea lions *(Otaria byronia)* and fur seals *(Arctocephalus australis)* in Peru

By Patricia Majluf and F. Trillmich

Departamento de Biologia, Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima, and Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abteilung Wickler, Seewiesen

Receipt of Ms. 29. 5. 1981

Abstract

Based on official censuses between 1968 and 1979 along the whole Peruvian coastline, distribution of the South American sea lion and South American fur seal in Peru is described. While sea lions are quite evenly distributed along the whole coastline, most fur seals are concentrated in three large colonies S of 13° S. Sea lion and fur seal populations are estimated at about 20 000 each. Census data suggest that sea lion population, despite great local fluctuations, has remained approximately stable while the fur seal population may have increased during the last years. However, it has certainly increased within the last 30 years. Conservation problems are pointed out.

Introduction

Two species of Otariids occur in Peru: The South American Fur Seal (*Arctocephalus australis* Zimmermann, 1783; here referred to as "fur seal") and the South American Sea Lion (*Otaria byronia* De Blainville, 1820; "sea lion"). These two species are distributed all around southern South America, from Brazil (Rio de Janeiro) to the Strait of Magellan, Chile, and also occur in the Falkland Islands (Scheffer 1958; Cabrera and Yepes 1960; King 1964; Laws 1973).

The presence of sea lions in Peruvian waters has been known for a long time. Its breeding range in Peru extends from the Chilean border northwards to Lobos de Tierra (Scheffer 1958; Cabrera and Yepes 1960; Grimwood1969). Formerly the Galápagos Islands were included in the range of the South American Sea Lion (Cabrera and Yepes 1960; King 1954) but this was based on a skull misidentification by Allen (Orr 1966). Only a single correctly identified dead specimen of *Otaria byronia* was found in Galápagos (Wellington and de Vries 1976).

Formerly the northern breeding limit of fur seals on the Pacific coast was thought to be in northern Chile, and the southern parts of Peru were supposed to be visited by them only rarely (Scheffer 1958; King 1964). Cabrera and Yepes (1960) mention that *A. australis* has about the same range as the sea lion but they do not give any details about its distribution in Peru. The Galápagos Islands were also regarded as part of the range of *A. australis* but the fur seals there are now considered a separate species (*A. galapagoensis;* Repenning et al. 1971). Recently Grimwood (1969) found fur seals up to 13°49'S (Isla San Gallán) with some vagrant animals occuring north of there. Repenning et al. (1971) state that fur seals occur northwards as far as Lima; but this was given only as an easy geografic reference instead of the actual northern distributional limit at Pisco (Repenning, pers. comm.).

Piazza (1969) mentions that originally seal populations were much larger in Peru and were diminished considerably in 1951. Unfortunately he does not give more specific information on the former abundance of the two species. Seal skin exportation figures

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4606-0384 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 384–393

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7



Fig. 1. Coastline of Peru with some of the most important Otariid colonies mentioned in the text

(species not given) for Peru between 1925 and 1946 were several tens of thousands annually (Table 2). As up to 95, 209 skins were taken in a single year, without an immediate population crash, populations at that time must have numbered several hundred thousand animals (Majluf 1980).

As the present distribution and abundance of both species in Peru is essentially unknown, an analysis of official but unpublished data from 1968–1979 is attempted here. The data on which this account is based and some additional data are given in finer detail in Majluf (1980).

Material and methods

Between 1968 and 1979 various Peruvian governmental authorities attempted complete censuses of the pinniped populations along the whole Peruvian coastline (The exact sources of the information are given in the Acknowledgements). These censuses can serve only as a population index because of the following problems: 1. They were made at different times of the year, before, during or after the mating seasons of the two species; 2. they were made over a period of many days, the distant islands viewed from boats, or walking or driving along the accessible coast, disregarding fluctuations in numbers due to thermoregulatory movements of the animals or mass movements induced by disturbances; 3. not all colonies were included in all censuses; 4. instead of counting, some colonies were estimated only; numbers of pups were generally estimated; 5. Occasional errors in species identification are thought to be very likely; 6. colonies may not always have been censused over their entire area; censuses of offshore islands and islets are especially prone to error, as they were often made from mainland using binoculars, and include only the side visible from the coast.

Pinniped censuses by the guards of guano bird reserves may be more reproducible as these men are completely familiar with the sites. Only these censuses have been analysed for estimates of the sex ratio.

The exact location of pinniped colonies was determined (from maps of the Instituto Geografico Militar (1:250 000) with the help of Dr. A. Vildoso who has taken part in many censuses. He also made available counts made by himself and Dr. A. Piazza in 1961, 1963 and 1964. As these counts are incomplete we have included this information only to round off the picture of species distribution, and to evaluate population trends in a few specific sites.

We have ourselves visited Punta Arquillo (Paracas) and Punta San Juan as well as the Ballestas Islands (P. M. only).

Results

The distribition of fur seals and sea lions in Peru

The fur seal

The fur seal colonies in the Paracas National Reserve (Isla San Gallán, Punta Arquillo, Punta Lechuzas) are presently the furthest north breeding places of fur seals in Peru (Fig. 1; exact longitudes and latitudes for all sites mentioned are given in the Table 1). Isla Mazorca is the site furthest north where fur seals have been seen. The highest number observed there was 16 individuals (1977).

The distribution is given in more detail in Fig. 2. There is a great concentration of fur seals between 15° and 16° S representing the two largest colonies known in Peru: San Fernando and San Juan (Table 3 and Fig. 4). The range of fur seals coincides well with the

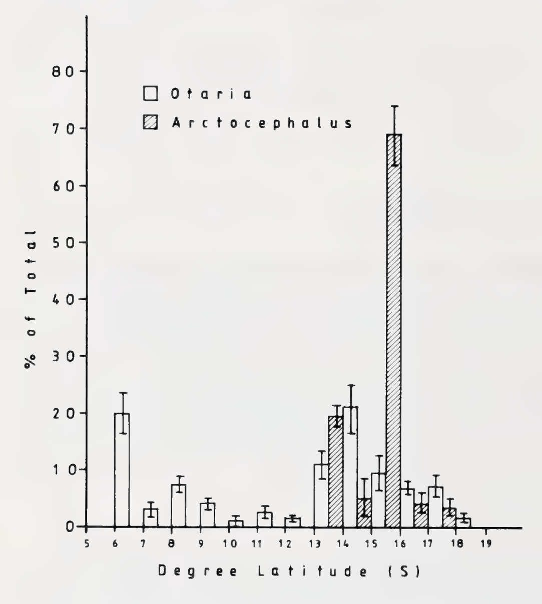


Fig. 2. Latitudinal distribution of sea lions and fur seals from censuses of 1968 to 1979. The columns give the average percentage (1968–1979 for *Otaria*, 1971–1979 for *Arctocephalus*) of the total population of each species by degree latitude

area of lowest sea surface temperatures on the Peruvian coast, caused by nearshore upwelling of cold waters (Zuta et al. 1978). Near the three most important fur seal colonies, offshore sea surface temperatures in Feb. and May 1974 respectively were 15° and 18° in Paracas, 14° and 15° in San Fernando and 14° and 13° in San Juan (Zuta et al. 1978). Such low sea surface temperatures are uncommon north of Lima and may partly explain the distribution pattern of fur seals in Peru.

The sea lion

Sea lions breed as far north as Lobos de Tierra and Lobos de Afuera (Table 4). Non-breeding sea lions have been observed farthest north on Isla Foca (Fig. 1) where in 1974 and 1977 up to 47 individuals were counted. The distribution of sea lions along the Peruvian coast is far more uniform than that of fur seals (Fig. 2 and Table 4). The most important colonies occur from Lobos de Tierra and Lobos de Afuera in the north to Morro

Table 1

Location of main colonies in Peru and other sites mentioned in the text

Name of site	Lat. S	Long. W	*Arctocephalus*	*Otaria*
Isla Foca	5° 13′	81° 12′		m
Isla Lobos de Tierra + Islotes	6° 26′	80° 51′		+
Isla Lobos de Afuera + Islotes	6° 58′	82° 42′		+
Isla Macabi	7° 48′	79° 30′		+
Islas Guañape + Islotes	8° 32′	78° 58′		+
El Dorado	9° 12′	78° 35′		+
Isla Mazorca + Islotes N. E.	11° 23′	77° 45′	m	+
Isla Pachacamac + Islotes Farallones	12° 19′	76° 53′		s
Isla Asia	12° 48′	76° 37′		s
Islas Chincha (Norte, Centro + Sur)	13° 39′	76° 24′		s
Islas Ballestas (Norte, Centro + Sur)	13° 44′	76° 24′		+/−
Isla San Gallán[1, 2]	13° 49′	76° 27′	s	+/−
Peninsula de Paracas[1]	13° 54′	76° 22′	+	s
Isla Zárate[1]	13° 59′	76° 18′		+/−
Morro Quemado[1]	14° 20′	76° 09′		+
Isla Infiernillo	14° 39′	75° 56′	+/−	+/−
Puntas + Islote San Fernando	15° 09′	75° 21′	+	s
Punta San Juan	15° 22′	75° 12′	+	+
Punta Lomas	15° 34′	74° 51′	m	s
Punta Vilcayo	16° 02′	74° 00′		s
Punta Lobos	16° 06′	73° 54′		s
Punta Atico	16° 14′	73° 42′	s	s
Punta + Islote Oscuyo	16° 17′	73° 29′		s
Islote Hornillos	16° 53′	72° 17′	s	+/−
Jesus y Cocotea	17° 16′	71° 32′		+/−
Punta Coles	17° 42′	71° 23′	s	+/−
Morro Sama	18° 00′	70° 53′		s

[1] Belong to Paracas National Reserve – [2] San Gallán = Sangayan (Grimwood 1969).
+ = Very important colony; s = small colony; +/− = colony with great fluctuations in numbers; m = migrants only.

Table 2

Yearly export of seal skins from Peru between 1925 and 1946

The species identity of the skins is unknown[1]

Year	No. of skins	Year	No. of skins	Year	No. of skins
1925	10,528	1931	73,325	1937	92,454
1926	36,333	1932	47,792	1938	22,568
1927	97,564	1933	5,489	1939	20,865
1928	72,760	1934	49,765	1942	10,400
1929	95,209	1935	54,429	1943	5,600
1930	49,215	1936	36,462	1946	25,494

[1] Source: Estadística General de Aduanas (Exp. Sección 1, Tercer Grupo) and Anuario del Comercio Exterior del Perú (Exp. Sección 1, Segundo and Tercer Grupo)

Quemado and San Juan in the south. The coast south of 13° harbours about 55 % of all sea lions in Peru and is more densely colonized than the northern coast between 5° and 13° S. The zone between 10° and 13° has a very small population of sea lions only. This is presumably due to its proximity to many small fishing towns and the many disturbances emanating from the densely populated Lima area.

The greatest sea lion colonies are also found near zones of upwelling. There is a cold water tounge extending towards the southwest near Lobos de Tierra and Lobos de Afuera, another between 9° and 10° S and a third in the north and we find a higher percentage of the total sea lion population here (Fig. 2). From this it appears very likely that sea water temperature and the correlated productivity of the sea play an important role in determining the distribution of sea lions in Peru.

Abundance of fur seals and sea lions

Fig. 3 gives the totals from the censuses between 1968 and 1979 for each species and for the sum of both. For all three curves correlation of numbers with time is positive. This trend becomes obvious within the last 3 census years; but this may in part be caused by higher census effort and slightly improved standardization of censuses within this period. These trends are not significant for the species taken singly, but for the sum of both the correlation between total numbers and time reaches significance ($r = 0.899$; $n = 6$; $p < 0.05$). The proportion of fur seals in the total has increased during the census years from on average 33 % (1971–1974) to 45 % (1977–1979). This may indicate that the apparent increase in numbers is mainly due to fur seals. Clearly the rise in fur seal numbers from about 10 000 in 1968/71 to about 20 000 in 1978/79 (Table 3) stems largely from population growth in the colonies in Paracas, San Fernando and San Juan (Fig. 4). Numbers of sea lions are much more evenly distributed along the whole coastline of Peru (Table 4 and Fig. 2). Although there are a few large colonies the smaller colonies contribute substantially to total numbers. The total of sea lions in Peru apparently is more or less stable at about 20 000 animals (Fig. 3).

Fig. 3. Numbers of sea lions and fur seals and sum of both species. (Censuses 1968–1979)

The great fluctuations within almost every single colony of either species (Tables 3 and 4) are most likely largely due to census errors (see methods). For example: 1. the population of fur seals in San Juan according to the census figures increased abruptly from 5605 in Dec. 1977 to 14 303 in Dec. 1978, while the guard at San Juan (M. Rojo) counted 7100 and 8600 respectively. 2. At Punta Coles the census personnel counted 1411 fur seals (Table 3) and between 570 and 1400 sea lions (1977, Table 4), whereas the guard (J. Canasas) there never counted more than 260 fur seals and 117 sea lions (Fig. 5).

Disturbances during the censuses and illegal killings between census times could also be responsible for the sometimes wild fluctuations. Considering the errors inherent in the census methods (see Methods) the totals of about 20 000 fur seals and 25 000 sea lions in 1979 have to be regarded as a relative index of population size (Caughley 1978, p. 14),

Table 3

Numbers of *Arctocephalus australis* censused along the Peruvian coast from 1968 to 1979

The most important colonies are documented individually, all small colonies are combined under "Other places"

Latitude (°S)	Name of colony	1968	1971	1974	March 1977	Dec. 1977	1978	1979
13°–14°	Paracas	3 885	1 637	2 237	2 745	1 747	3 632	4 246
14°–15°	Infiernillo	902	1 279	–	182	–	346	550
15°–16°	San Fernando	6 720	3 150	1 181	1 746	8 334	2 974	4 500
	San Juan	–	329	5 147	6 783	5 065	14 303	9 644
16°–17°	Atico	–	21	140	70	210	–	163
	Hornillos	–	26	646	–	26	24	805
17°–18°	Coles	–	295	154	1 411	59	254	178
	Other places	299	515	663	312	12	191	169
	Total	11 806	7 252	10 168	13 249	15 453	21 724	20 255

Table 4

Numbers of *Otaria byronia* censused along the Peruvian coast from 1968 to 1979

The most important colonies are documented individually, all small colonies are combined under "Other places"

Latitude (°S)	Name of colony	1968	1971	1974	1975	March 1977	Dec. 1977	1978	1979
6°–7°	Lobos de Tierra	2 461	1 999	2 875	401	950	2 186	4 200	2 308
	Lobos de Afuera	1 994	1 510	2 862	1 011	1 498	1 400	2 600	1 863
7°–8°	Macabí	18	65	2 000	77	212	1 181	1 369	318
8°–9°	Guanape	1 038	1 018	3 417	1 126	868	943	732	2 394
9°–10°	Dorado	–	–	860	530	–	–	845	1 600
11°–12°	Mazorca	448	684	213	478	4	1 268	1 733	1 952
12°–13°	Pachacamac	–	45	179	367	104	247	101	54
13°–14°	Chinchas	1 795	1 147	12	406	138	138	–	213
	Ballestas	380	360	114	593	982	641	–	2 150
	San Gallán	–	376	911	608	558	2	581	1 232
	Paracas	–	–	873	225	–	804	17	65
	Zárate	–	479	–	–	–	704	–	1 384
14°–15°	Morro Quemado	2 952	7 604	83	7 324	4 528	683	2 786	3 066
	Infiernillo	–	648	816	745	–	–	1 674	912
15°–16°	San Juan	400	–	284	701	211	3 103	5 836	3 294
16°–17°	Atico	–	9	17	143	–	14	221	144
	Oscuyo	–	–	264	554	268	402	198	360
	Hornillos	–	1 524	–	596	1 374	762	795	417
17°–18°	Jesus y Cocotea	–	–	455	377	1 110	1 083	470	439
	Coles	–	800	1 660	1 370	570	1 400	–	73
18°–19°	Morro Sama	–	351	207	230	212	990	253	223
	Other places	1 321	4 191	1 940	1 947	1 273	945	137	593
	Total	12 807	22 810	20 042	19 809	14 860	18 896	24 548	25 054

perhaps closer to a minimum than to a maximum estimate of actual population size. The methodological caveats apply even more strongly to data from single colonies where only averages over several years can give a useful index.

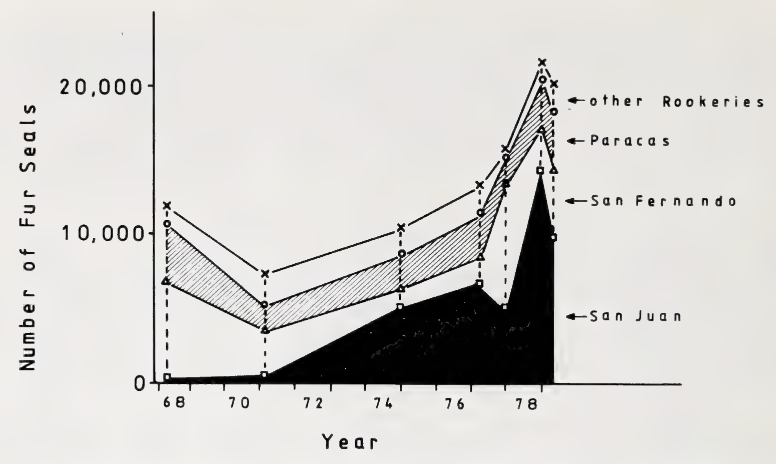


Fig. 4. Contribution of the three largest colonies to the total population of fur seals in Peru

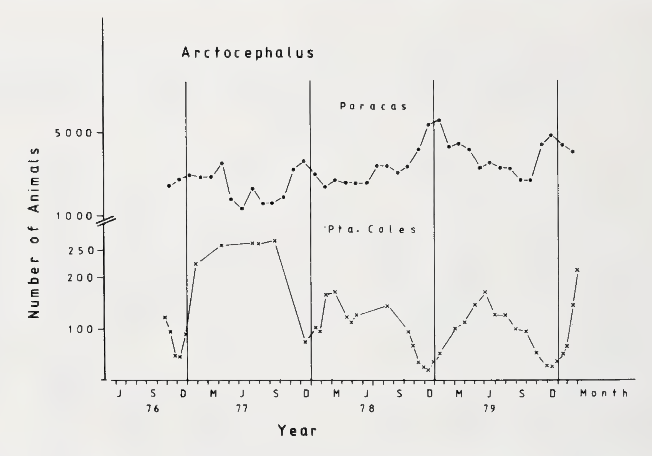


Fig. 5. Fluctuations in fur seal numbers in a breeding colony (Paracas, above) and a non-breeding colony (Punta Coles, below) over the course of the years

Differences between breeding and non-breeding colonies

The fur seals

As we have no information for a single breeding colony, on both sex ratio and fluctuation in numbers, we take as examples the numbers from censuses in the colony at Punta Arquillo (13°55′10″ S), Paracas, and use the sex ratios as determined from counts made at San Juan. As a non-breeding colony we take the example of Punta Coles, a much smaller colony further south (Fig. 1) for which we have both information on sex ratio and number fluctuation. Punta Coles has been counted almost every fortnight, Punta Arquillo once a month and San Juan only about once every 7 weeks.

Changes in fur seal numbers in a breeding colony (Punta Arquillo) correspond inversely to those observed in a non-breeding colony (Punta Coles) (Fig. 5). While Punta Arquillo has highest numbers in Dec. and Jan., at the end of the breeding season, numbers at Punta Coles are lowest at this time of the year.

Sex ratios also differ between breeding and non-breeding colonies. There is a tendency for sex ratios (♂ : ♀) at San Juan (breeding colony) to be lowest around the breeding season (Dec./Jan.) and highest around June/Sept. Such a trend is exactly what one expects in such a highly polygynous species, but the data are suggestive only. Averaged over the whole year, the sex ratio at San Juan is 1 : 2.16 (♂ : ♀) ($n = 22$; standard error of the mean $s_{\bar{x}} = 0.13$) which is significantly ($p < 0.01$) lower than at Punta Coles where it is 1 : 1.1 ($n = 62$; $s_{\bar{x}} = 0.03$).

The sea lion

Detailed data on fluctuation in numbers of sea lions in a breeding colony are presently not available.

The comparison of sex ratios between breeding and non-breeding colonies (data obtained at San Juan and Punta Coles between Nov. 1976 and Feb. 1980) shows an even more marked difference than in the fur seals. In San Juan sex ratio was 1 : 5.09 ($n = 25$; $s_{\bar{x}} = 0.39$) while in Punta Coles it was 1 1 ($n = 47$; $s_{\bar{x}} = 0.04$) ($p < 0.01$).

Discussion

Although these data have been collected without giving much consideration to methodological problems (see EBERHARDT et al. 1979) we feel confident that the distribution data as summarized in Fig. 2 quite accurately reflect the actual distribution of both species in Peru. The distribution of sea lions determined from these data also agrees with GRIMWOOD's report (1979). The finding that the distribution pattern correlates reasonably with the distribution of upwelling areas along the Peruvian coast supports this conclusion. Of course some colonies may have gone undetected as the Peruvian coast is extremely inaccessible from land in many places.

The interpretation of numbers counted, however, is much more problematic. All such counts are most susceptible to disturbances (previous to or during the count), to changes in experience and effort of census personnel, and to timing of the census with respect to time of year and of day. We therefore interpret these figures with the utmost caution.

From the analysis of the counts of the last 10 years it is still impossible to conclude with certainty that the populations of Otariids in Peru have increased within this period. However, it appears sure that over the last 30 years the fur seals have extended their range and increased in numbers.

PIAZZA (1969) reported Paracas as the only site where a few fur seals could be found in 1951, although he had visited San Juan and other colony sites in southern Peru. Most likely the Paracas colony was found first because it is also most accessible. Later, in the counts made by PIAZZA, VILDOSO and TOVAR (made in 1961, 1963 and 1964) Paracas was still the most important fur seal colony but a few small colonies were found south of there. GRIMWOOD (1969) reported Paracas as the only breeding colony with about 2000 animals but estimated a total fur seal population of 4000–5000 (GRIMWOOD 1968 in LAWS 1973). He did not refer to San Juan and San Fernando as fur seal breeding sites although the latter site was mentioned as a small colony of *Otaria* in 1966 (GRIMWOOD 1969), suggesting that fur seals must have been very rare there at that time.

At present both species enjoy legal protection; but there is no inforcement of the law. Even their protected status is questioned time and again mainly because of the alleged damage done to the fishery especially by sea lions, but also because of economic interests in the exploitation of fur seals for pelts. It is often claimed that the populations recently have increased dramatically and need to be checked to keep down economic damage to the fishery. The available data provide no basis for this claim. The actual damage to the fishery has never been objectively estimated. Nevertheless the fishery lobby tries to bring about

the annulment of the protection of these species, which would again put both in inmediate danger of – at least local – extinction.

Although the numbers of fur seals appear to have increased over the last years and are much higher than anyone expected, the population is very vulnerable due to the fact that about 90 % of all fur seals are concentrated in three colonies. At least one of these sites is a National Reserve (Paracas), and another a guano bird reserve, which provide them a certain protection. But San Fernando, the third large colony of fur seals, is protected only by its inaccessibility.

During the breeding season, the decrease in numbers at non-breeding places and the increase in the breeding colonies points to some movement of fur seals along the Peruvian coast; but the extent of this migration and distances covered cannot even be guessed at present.

There is still some poaching of fur seals and illegal trade with furs. These two factors do not yet appear to endanger the population seriously. At sea, fur seals do not normally approach fishing boats as sea lions do (VAZ-FERREIRA 1979) and thus are much less subject to persecution by small boat fishermen. However, every effort should be made to keep the few large colonies undisturbed and well protected, because any change in these sites will have tremendous influence on the whole fur seal population in Peru.

Sea lions are safer from extinction at present because they are much wider and more evenly distributed in Peru than fur seals. Unfortunately they have this habit of following fisher boats. Also concentrations of sea lions indicate to the fishermen the presence of fish schools which are then surrounded with nets (M. ROJO, pers. com.). Sea lions near boats or enclosed in the nets are often shot or even dynamited. Bulls appear to be more prone to this persecution, which may partly explain the more female biassed sex ratio among adult sea lions as compared to that in fur seals. Injured sea lions (especially bulls) are frequently seen in all colonies. Persecution at sea and slaughter on land may easily exterminate the species, at least locally; rigorous protection in a few sites, perhaps not near major fishing villages, may be of crucial importance to the survival of the species in Peru.

Acknowledgements

We are extremely grateful to the D.G.I.C.T. of the Ministerio de Pesquería for putting at our disposal the census data of 1968 made by the former Ministerio de Agricultura, Servicio de Pesquería, and the censuses from 1971, 1974, 1975, 1977, 1978 and 1979 made by a commission formed by personnel of the Ministerio de Pesquería and other Institutions. We also wish to thank the Direcc. Gral. de Forestal y Fauna of the Ministerio de Agricultura for the counts in Paracas (collected by the personnel of the Paracas National Reserve) and Pesca-Peru, División de Fertilizantes for the counts in San Juan (collected by M. ROJO) and in Pta. Coles (collected by J. CANASAS).

We thank Dr. A. VILDOSO for making available the counts made in 1961, 1963 and in 1964 by PIAZZA, VILDOSO and TOVAR and to Dr. A. PIAZZA for granting permission to use them. Skin exportation data were kindly given by E. ORTIZ. Our special gratitude is due to Dr. H. DE MACEDO for his invaluable and enthusiastic help in obtaining all the data and permits.

CHRISTIANE KASCHE kindly drew the graphs and PHYLLIS RECHTEN helped us with the English.

Zusammenfassung

Verbreitung und Häufigkeit von Seelöwen (Otaria byronia) und Seebären (Arctocephalus australis) in Peru

Die Verbreitung von Seebären und Seelöwen in Peru wird beschrieben. Diese Beschreibung gründet sich auf Zählungen entlang der gesamten peruanischen Küste, die zwischen 1968 und 1979 durch Gruppen von Beauftragten verschiedener Ministerien durchgeführt wurden.

Seebärenkolonien existieren nur südlich von 13° S. Herumstreifende Tiere wurden am weitesten nördlich auf der Insel Mazorca angetroffen. Etwa 90 % der bekannten Seebärenpopulation ist in drei großen Kolonien konzentriert, Paracas, San Fernando und San Juan (Fig. 5). Insgesamt wurden etwa 20 000 Seebären gezählt (Table 1).

Seelöwenkolonien existieren südlich von 5° S. Diese Art ist weit gleichmäßiger entlang der peruanischen Küste verteilt als die Seebären (Fig. 2). Südlich von 13° S steigt die Dichte der Seelöwen etwas an. Seebären- und Seelöwenkolonien kommen vor allem in Küstenbereichen vor, in denen kaltes Tiefenwasser durch Aufströmung an die Oberfläche gelangt.

Es läßt sich nicht sicher sagen, ob die Populationen beider Arten in den letzten 10 Jahren zugenommen haben. Der gesetzliche Schutz beider Arten müßte strenger überwacht werden, wenn die Populationen ihre frühere Größe wieder erreichen sollen.

Resumen

Se da una descripción de la distribución del Lobo Fino o de Dos Pelos de Sudamerica y del Lobo Chuzco o de Un Pelo de Sudamerica, hecha en base a los censos hechos por varias entidades oficiales entre 1968 y 1979 a 10 largo de la costa peruana.

Las colonias reproductoras del lobo fino se encuentran al sur de los 13° S. Algunos individuos han sido vistos algo más al norte en Isla Mazorca. Aproximadamente el 90 % de la población conocida de lobo fino se encuentra en tres colonias, Paracas, San Fernando y San Juan (Fig. 5). Se ha registrado un total aproximado de 20 000 lobos finos (Table 1).

El lobo chuzco se reproduce hasta los 5° S con una distribución bastante más uniforme que la del lobo fino. Al sur de los 13° S hay una concentración ligeramente mayor. Se ha contado aproximadamente 25 000 lobos chuzcos (Table 2). Las principales colonias de lobos fino y chuzco se concentran en las zonas de afloramiento (upwelling) de la corriente de Humboldt.

Todavía no se puede hablar de un aumento en las poblaciones en los últimos 10 años, pero para que ambas especies recuperen sus niveles anteriores, debe de aumentarse la protección legal existente.

Literature

Cabrera, A.; Yepes, J. (1960): Mamíferos Sudamericanos. Bs. As. Ediar S.A. Editores.

Caughley, G. (1978): Analysis of Vertebrate Populations. Chichester, New York, Brisbane, Toronto: John Wiley and Sons.

Eberhardt, L. L.; Chapman, D. G.; Gilbert, J. R. (1979): A Review of Marine Mammal Census Methods. Wildlife Monographs **63**, 1–46.

Grimwood, I. R. (1969): Notes on the Distribution and Status of some Peruvian Mammals. Special Publication No. 21 – 1969 – Amer. Comm. Internat. Wildlife Protec. and N. Y. Zool. Soc.

King, J. E. (1954): The Otariid Seals of the Pacific Coast of America. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) **2**, 309–337.

— (1964): Seals of the World. Brit. Mus. (Nat. Hist.) London.

Laws, R. M. (1973): The Current Status of Seals in the Southern Hemisphere. In: Seals Proceedings Working Meeting of Seals Specialists. **17**, 144–161. IUCN Publ. N. S. Suppl. Pap. **39**.

Majluf, P. (1980): Status Actual de los Otáridos en el Peru. Tésis para optar el Grado Académico de Bachiller en Ciencias con mención en Biología. U. P. Cayetano Heredia, Lima.

Orr, R. T. (1966): Evolutionary Aspects of the Mammalian Fauna of the Galápagos. In: The Galápagos. Ed. by Bowman, R. I. 276–281. Berkeley, Los Angeles: University of California Press.

Piazza, A. (1969): Los Lobos Marinos en el Peru. Pesca y Caza **9**, 1–29.

Repenning C. A.; Peterson, R. S.; Hubbs, C. L. (1971): Contributions to the systematics of the southern fur seals, with particular reference to the Juan Fernandez and Guadalupe species. In: Antarctic Pinnipedia. Ed. by Burt, H. W. Antarctic Res. Ser. **18**, 1–34. American Geophys. Un.

Scheffer, V. B. (1958): Seals, sea lions and walruses; A review of the Pinnipedia. Stanford: Stanford University Press.

Vaz-Ferreira, R. (1979): South American fur seal. In: Mammals in the Seas. Vol. 11. FAO Fish. Ser. No. 5.

Wellington, G. M.; de Vries, T. (1976): The South American sea lion, *Otaria byronia*, in the Galápagos Islands. J. Mammal. **57**, 166–167.

Zuta, S.; Rivera, T.; Bustamante, A. (1978): Hydrologic aspects of the main upwelling areas of Peru. In: Boje, R. and Tomczak, M. (eds.), Upwelling Ecosystems. pp. 235–257. Berlin–Heidelberg–New York: Springer Verlag.

Authors' addresses: Patricia Majluf, Departamento de Biología, Universidad Peruana Cayetano Heredia, Apartado 5045, Lima, Perú; Dr. Fritz Trillmich, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abt. Wickler, D-8131 Seewiesen, FRG

Echolocation signals confirmed in rats

By MARIA-TH. KALTWASSER and H.-U. SCHNITZLER

Receipt of Ms. 15. 5. 1981

In connection with studies of the acoustical communication behavior of rats it was tested whether rats produce ultrasonic signals which they could use for echolocation.

In a dark room one animal was put on a small platform high above the ground so that it was almost impossible to get down. The rat was observed by means of a residual light intensifier. With a wide band recording system (15–80 kHz) sounds were recorded when the animal's head moved across the edge of the platform pointing towards a microphone installed below its edge.

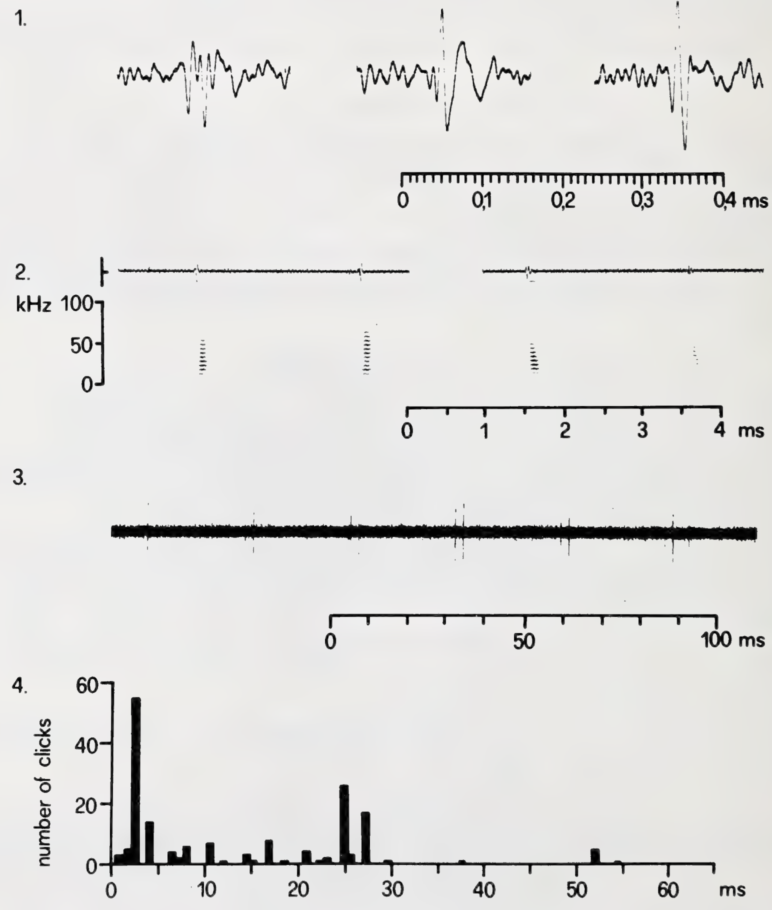


Fig. 1–4. Ultrasonic pulses produced by rats. 1 = Oscillogram of single clicks; 2 = Spectrogram of paired clicks made by a real time spectrum analyzer with a frequency resolution of 5.12 kHz; 3 = Typical pattern of clicks; 4 = Histogram showing number of clicks as a function of click-intervals

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4606-0394 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 394–395

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

The only sounds recorded in this situation are very short clicks with a duration of 0.08 ms similar to those found by CHASE (1980). These broadbanded signals are of low intensity and consist of only 3–4 cycles (Figs. 1.1 and 1.2). Clicks predominantly occur in intervals of about 2, 25 and 52 ms thereby creating the impression that they are grouped in double pulses of 2 ms intervals which have a basic period of about 27 ms. Sometimes one pair of clicks is missing thus creating an interval of about 52 ms between two paired clicks (Figs. 1.3 and 1.4). Within a period of 2.56 seconds 183 clicks were recorded. That is an average of 70 clicks per second. These clicks were compared to those found by CHASE (1980) when blind, water-deprived rats discriminated the open channel of an elevated Y-maze from the closed one. In this situation the rats emitted signals consisting of 4–8 cycles appearing in trains of sometimes 30 clicks or more. The occurrence of double pulses similar to paired clicks of other echolocaters (HENSON and SCHNITZLER 1980) was also reported. The emission of these signals was recorded predominantly when the tested animal succeeded in searching for water without error. CHASE (1980) suggested that the signals described above are "used by the rat as part of an active echolocation system".

There is an evident similarity between the signals recorded by CHASE and those found in our experiments. This similarity and the fact that these signals were produced in a situation when the animal explored an unknown area below the platform confirms again the hypothesis – first set up by ROSENZWEIG et al. (1955) – that rats may use these sounds for echolocation.

References

CHASE, J. (1980): Rat echolocation: Correlations between object detection and click production. In: Animal Sonar Systems. Ed. by R. G. BUSNEL and J. F. FISH. New York: Plenum Press. 875–877.

HENSON, Jr., O. W.; SCHNITZLER, H. U. (1980): Performance of airborne biosonar systems: II. Vertebrates other than Microchiroptera. In: Animal Sonar Systems. Ed. by R. G. BUSNEL and J. F. FISH. New York: Plenum Press. 183–195.

ROSENZWEIG, M. R.; RILEY, D. A.; KRECH, D. (1955): Evidence for echolocation in rats. Science **121**, 600.

Authors' address: MARIA-TH. KALTWASSER and Prof. Dr. H. U. SCHNITZLER, Universität Tübingen, Lehrstuhl Zoophysiologie, Institut für Biologie III, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen 1

Listeriosis killing wood lemmings, *Myopus schisticolor* Lilljeborg

By U. SKARÉN

Receipt of Ms. 18. 6. 1981

In autumn 1980 wood lemmings *(Myopus schisticolor)* were housed in an enclosure of about 8 m^2 in Sonkajärvi, Central Finland. In late October some animals appeared to be ill moving unsteady the eyes glimmering deep in the rumpled fur. So all 19 lemmings were taken into room temperature.

However, over 50 % of the animals died within two weeks. When one still healthy looking individual was put into another cage, the disease spread there, too. By early December only two animals of the original 19 lemmings were left. Next spring one of these was succesfully delivered of two litters.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4606-0395 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 395–396

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

By autopsy white nests of bacteria could be seen on the liver and on the partly bloody and with gas filled intestines. M. Valtonen (in litt.) found *Listeria monocytogenes* as the final cause of death. Listeriosis has been reported to kill captive *Lemmus sibiricus*, but it did not infect *Dicrostonyx torquatus* in direct contact (Plummer and Byrne 1950; Manning 1954).

About 10 serious human listeriosis cases are found in Finland yearly. Often this results to abortion (Mäkelä et al. 1975). In 1958–1974 altogether 110 cases of human listeriosis were diagnosed in Sweden, especially in pregnant women and neonates. Meningoencephalitis lead to death in 20 patients out of 64. But only 10 % of the patients seemed to have been in contact with animals (Larsson 1979).

References

Larsson, S. (1979): Epidemiology of listeriosis in Sweden 1958–1974. Scand. J. Infect. Dis. **11**, 47–54.

Manning, T. H. (1954): Remarks on the reproduction, sex ratio and life expectancy of the varying lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*, in nature and in captivity. Arctic **7**, 36–48.

Mäkelä, O.; Mäkelä, P. H.; Wager, O.; Vaheri, A. (1975): Lääketieteellinen mikrobiologia. Vammala. 743 pp.

Plummer, P. J. G.; Byrne, J. L. (1950): Listeria monocytogenes in lemming. Can. J. Comp. Med. and Vet. Sci. **14**, 214–217 (Ref. Manning 1954).

Author's address: Dr. Uolevi Skarén, SU-74300 Santkajärvi, Finnland

BEKANNTMACHUNG

Protokoll über die Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 8. September 1981 im großen Hörsaal des Zoologischen Instituts der Universität, Im Neuenheimer Feld 230, in Heidelberg

Der 1. Vorsitzende, Herr Röhrs, eröffnet die Versammlung um 17.00 Uhr.

1. Die Tagesordnung wird angenommen. Punkt 6 soll aber nach Punkt 9 behandelt werden.
2. Herr Kuhn verliest den Bericht über das abgelaufene Geschäftsjahr 1980:
   Im Berichtsjahr erschien der 45. Band der „Zeitschrift für Säugetierkunde" in 6 Heften mit zusammen 384 Seiten. Neu aufgenommen wurden seit der letztjährigen Tagung 28 Mitglieder. Ihren Austritt zum Jahresende 1980 erklärten 8 Mitglieder. Durch den Tod verlor die Gesellschaft 4 Mitglieder: das Mitglied ihres Vorstandes Prof. Dr. Theodor Haltenorth, ihr Ehrenmitglied seit 1968 Prof. Dr. Konrad Herter, Prof. Dr. Dr. Albert Keil und Charlotte Pohle.
   Damit hat die Gesellschaft gegenwärtig 712 Mitglieder, davon 181 im Ausland und 58 in der DDR.
   Auf Einladung der Kollegen am Lehrstuhl Zoophysiologie und an der Abteilung Physiologische Ökologie der Universität Tübingen fand die 54. Hauptversammlung der Gesellschaft vom 22. bis 26. September 1980 in Tübingen statt. 125 Mitglieder und Gäste versammelten sich zu 35 Vorträgen und Filmen. Ein gemeinsamer Besuch der Wilhelma in Stuttgart und eine ganztägige Exkursion auf die Schwäbische Alb beendeten die interessante Tagung.

3. Herr EVERTS verliest den Kassenbericht für das Geschäftsjahr 1980. Er bedauert, daß erhebliche Außenstände durch noch nicht eingegangene Beiträge entstanden sind. Der Vorstand wird prüfen, ob ein Bankabbuchungsverfahren für die Beitragszahlung zweckmäßig ist.
4. Herr KUHN verliest die Berichte der Kassenprüfer, der Herren DITTRICH und WÄCHTLER, die zu Beanstandungen keinen Anlaß gefunden haben und die Entlastung des Schatzmeisters befürworten.
5. Die Anträge auf Entlastung des Schatzmeisters und des Vorstandes für das Geschäftsjahr 1980 werden bei einer Enthaltung angenommen.
6. Für das Geschäftsjahr 1981 werden als Kassenprüfer wiederum die Herren DITTRICH und WÄCHTLER gewählt, als ihr Stellvertreter Herr KRUSKA.
7. Herr GEORGI erläutert die Kostenkalkulation für die Zeitschrift im Jahr 1982. Der Verlag berechnet einschließlich Versand für Mitglieder 75,– DM und für Studenten 52,– DM. Der Vorstand empfiehlt als Mitgliederbeiträge für 1982 die gleichen Summen wie 1981:

   für Vollmitglieder 75,– DM
   für Studenten 50,– DM

   Die Mitgliederversammlung stimmt zu.
   Da mit diesen Beiträgen die Kosten für die Zeitschrift nicht mehr vollständig gedeckt sind, wird 1983 eine Erhöhung der Beiträge unumgänglich sein.
8. Die Mitglieder nehmen bei 3 Stimmenthaltungen eine Einladung durch Herrn ADAM für die 56. Jahresversammlung 1982 nach Salzburg an, die vom 27. 9.–1. 10. 1982 stattfinden soll. Ferner sprechen sie sich dafür aus, 1983 einer Einladung durch die Herren NOBIS und NIETHAMMER nach Bonn zu folgen. Die Mehrheit würde auch einer Tagung am Wochenende zustimmen.
9. Für den neuen Vorstand, der vom 1. 1. 1982 bis zum 31. 12. 1986 amtieren soll, schlägt Herr RÖHRS im Namen des alten Vorstandes die Herren KUHN, VOGEL, NIETHAMMER, FRÄDRICH, KULZER, EVERTS und UWE SCHMIDT zur Wahl vor. Aus Altersgründen möchten Herr STRAUSS, wegen Arbeitsüberlastung Herr KLÖS nicht mehr kandidieren. Schriftlich, einzeln und geheim werden bei Teilnahme von 62 Mitgliedern gewählt als:

   1. Vorsitzender: Herr KUHN (54 Stimmen)
   2. Vorsitzender: Herr VOGEL (51 Stimmen)
   3. Vorsitzender: Herr NIETHAMMER (52 Stimmen)
   Beisitzer: Herr FRÄDRICH (48 Stimmen)
   Geschäftsführer: Herr KULZER (52 Stimmen)
   Schatzmeister: Herr EVERTS (51 Stimmen)
   Schriftführer: Herr UWE SCHMIDT (48 Stimmen)

   Die Gewählten nehmen die Wahl an.
10. a. Herr GEORGI verliest eine Tischvorlage zum Stand der Literaturversorgung der wissenschaftlichen Institutionen in Deutschland, in der vor den Folgen von Kürzungen in den Etats der wissenschaftlichen Bibliotheken gewarnt wird. Die Mitgliederversammlung stimmt der Vorlage zu und ermächtigt den Vorstand, auf ihrer Grundlage einen Appell an die Regierungen von Bund und Ländern im Namen der Gesellschaft zu richten, in dem die Behebung der durch die Kürzungen entstandenen Mängel gefordert wird.
    b. Herr KUHN weist auf den „Dr.-Wilma-von-Düring-Forschungspreis" der Gesellschaft der Freunde und Förderer der Veterinärmedizin an der Freien Universität Berlin e. V. hin. Der Preis wird jährlich in Höhe von 2000,– DM für eine hervorragende wissenschaftliche Publikation oder Dissertation vergeben, deren Veröffentlichung nicht länger als zwei Jahre zurückliegt und die den Tierschutz oder die

Versuchstierkunde behandelt. Vorschläge sind bis zum 1. Oktober jeden Jahres einzureichen. Weitere Einzelheiten sind bei Herrn KUHN zu erfahren.

c. Herr GANSLOSSER regt an, auf die Fortführung der „Säugetierkundlichen Mitteilungen" hinzuwirken. Herr RÖHRS erwidert, dies sei nur einzelnen Mitgliedern, nicht aber dem Vorstand möglich.

d. Herr EVERTS appelliert an die Mitglieder, weitere Patenschaften für den Bezug der Zeitschrift durch Säugetierkundler im Ausland zu übernehmen. Er teilt mit, daß die Liste bestehender Patenschaften erneuert wird.

Die Sitzung endete um 18.30 Uhr.

Prof. Dr. M. RÖHRS	Prof. Dr. H.-J. KUHN	Prof. Dr. J. NIETHAMMER
1. Vorsitzender	Geschäftsführer	Schriftführer

BUCHBESPRECHUNGEN

KNUSSMANN, R.: **Vergleichende Biologie des Menschen.** Stuttgart: Gustav Fischer 1980. 414 S., 301 Abb., 39 Tab., 49,– DM.

Die Fachkennzeichnung „Anthropologie" hat in verschiedenen Sprach- und Kulturbereichen nicht den gleichen Inhalt. Dies ist wissenschaftshistorisch begründet. Der Verfasser nennt das von ihm behandelte Thema recht geschickt „vergleichende Biologie des Menschen" und versteht darunter eine Zusammenfassung der biologischen Anthropologie (nach deutschem Sprachgebrauch) und der Humangenetik (Erscheinungen der biologischen Erblichkeit beim Menschen). Er grenzt das Gebiet damit gegen die „Humanbiologie", von der es neben Humanmorphologie und Physiologie nur ein Teilbereich ist, ab. Das Adjektiv „vergleichend" bezieht sich auf den innerartlichen Vergleich (Variabilität und deren Kausalanalyse) wie auf den Vergleich mit dem Tier, soweit es phylogenetische Fragestellungen erfordern.

Da eine derart verstandene vergleichende Biologie des Menschen eng vernetzte Beziehungen zu vielen anderen Disziplinen bis zu den Kulturwissenschaften hat, ist der Kreis jener, denen die Grundlagen der Disziplin vertraut sein müssen, ungewöhnlich groß. Hinzu kommt ihr nicht zu übersehender allgemeiner Bildungswert. Wie nötig eine bessere Kenntnis der biologischen Basis und vor allem eine Einsicht darüber, was die Biologie auszusagen vermag und wo ihre Grenzen liegen, ist, ergibt jedes Gespräch über die Stellung des Menschen in der Natur, seine Herkunft und seine Sonderstellung.

Das vorliegende Buch dürfte hervorragend geeignet sein, eine Lücke in unserem Schrifttum zu schließen. Behandelt werden in fünf Hauptkapiteln 1: Historisches und Methodik. 2: Genetik, einschließlich Vererbung pathologischer Merkmale. 3: Lebenslauf (individuelle Differenzierung, Geschlechter, Konstitution, angewandte Konstitutionsanthropologie). 4: Abstammung (allgemein und speziell, Primatologie, Fossilgeschichte) und geographische Gliederung (Rassenkunde). 5. Bevölkerungsbiologische Situation in Gegenwart und Zukunft.

Der Verfasser hat es ausgezeichnet verstanden, das riesige Gebiet in einer klaren und knappen Darstellung zusammenzufassen, und sich an den richtigen Stellen eine Stoffbeschränkung auferlegt. Dabei sei die ausgewogene Behandlung der einzelnen Kapitel besonders hervorgehoben. Die Ausstattung des Bandes ist ausgezeichnet, der Preis erfreulich niedrig. Das Werk dürfte als Einführung, als Lese- und Nachschlagebuch die eingangs erwähnten Aufgaben voll erfüllen. Es ist als Unterrichtswerk für Studenten der Biologie und Medizin, aber auch für Schüler der Oberstufe der Gymnasien ebenso geeignet wie als Informationsbuch für die Interessenten vieler Grenz- und Nachbardisziplinen.

D. STARCK, Frankfurt/M.

HALL, E. R.: **The Mammals of North America.** Vol. 1 and 2, 2nd Ed. Chichester: John Wiley and Sons Ltd. 1981. Vol. 1, 690 pp.; Vol. 2, 670 pp.; DM 286,30; £ 50,–.

Seit dem Erscheinen im Jahr 1959 stellte die 1. Auflage des vorliegenden Werkes von HALL und KELSON eine wichtige und hilfreiche Bezugsquelle dar für alle die Forscher, welche sich mit

nordamerikanischen Säugetieren befaßt haben. Die neue 2. Auflage von HALL zeigt eine ähnliche Aufmachung wie die 1. Auflage. Erfaßt sind alle Säugetiere, nicht nur von Nordamerika (wie im Titel angegeben), sondern auch von Mittelamerika; also Arten und Unterarten, die zwischen der Nordspitze Grönlands und der Südgrenze Panamas leben, eingeschlossen die Fauna der Großen und der Kleinen Antillen. Insgesamt werden 3607 Unterarten und monotypische Arten erkannt und vorgestellt im Unterschied zu 3209 der 1. Auflage. Die Zunahme der Anzahl ist in erster Linie auf Neuentdeckungen in Mittelamerika zurückzuführen (besonders von Fledermäusen, die vorher nur von Südamerika bekannt waren) und auf Anerkennung mehrerer Unterarten von vorher monotypischen Species. Neubeschreibungen sind bis 1977 berücksichtigt.

Das Werk ist systematisch gegliedert. Im 1. Band werden Vertreter folgender Ordnungen abgehandelt: Marsupialia, Insectivora, Chiroptera, Primates, Edentata, Lagomorpha, Rodentia (Sciuromorpha ausgenommen Castoridae) und im 2. Band: Rodentia (Castoridae, Myomorpha und Hystricomorpha), Cetacea, Carnivora, Pinnipedia, Sirenia, Persissodactyla, Artiodactyla. Jede Ordnung wird allgemein besprochen und dann in den übrigen systematischen Kategorien vorgestellt. Bestimmungsschlüssel sind beigefügt, und eine überaus große Anzahl von Habitus- und Schädelzeichnungen sowie Verbreitungskarten beleben die Darstellungen. Das vorliegende Werk stellt eine schöne und modernisierte Fassung der 1. Auflage dar. D. KRUSKA, Hannover

MOORE, W. J.: **The Mammalian skull.** Biological Structure and Function Vol. 8. Cambridge, London, New York: Cambridge University Press 1981. 369 pp., 114 Abb., £ 40,–.

Der Autor beabsichtigt, mit vorliegendem Werk eine Synthese der craniologischen Ergebnisse, soweit sie die Säugetiere betreffen, aus Embryologie, Palaeontologie und funktioneller Morphologie zu schaffen. Allerdings beschränkt sich das Buch ausschließlich auf die Eutheria. Die Ausschaltung der Monotremen und Marsupialia bedeutet aber für eine Reihe von Problemen (cf. neue Arbeiten zur Frage der Bildung der Schädelseitenwand) leider eine erhebliche Einengung. Der erste Abschnitt behandelt die Bauelemente des Craniums und berichtet in ausgewogener Weise über Kopfmesoderm, Neuralleiste, Kopfsegmentierung unter Berücksichtigung gegensätzlicher Theorienbildung, Endocranium (Chondrocranium mit Ossifikationen) und Exocranium. Im zweiten, umfangreichen Abschnitt, Evolution des Säugerschädels, wird, ausgehend von *Dimetrodon* und den Theriodontiern, eine klare und zuverlässige Übersicht über das Cranium bei den Formen aus dem Reptil-Säuger-Übergangsfeld und den basalen Mammalia unter besonderer Berücksichtigung der Umbildungsprozesse im Komplex Kiefergelenk-Gehörknöchelchen geboten. Es folgt unter dem Leitthema „Funktionelle Anpassungen bei modernen Eutheria“ eine detaillierte Behandlung von drei Teilproblemen: 1. Kauapparat, unter betonter Berücksichtigung einer funktionellen Analyse der Kaumuskulatur und der Kieferbewegungen, bei äußerst knapper Behandlung der Spezialisationen des Gebisses. 2. Ohrregion, vor allem Struktur und Funktion des Mittelohres, der Bulla und der Gehörknöchelchen. Auch hier stehen funktionelle Gesichtspunkte, insbesondere auch aquatile Anpassung bei Cetacea, im Mittelpunkt. Die aufschlußreichen, weiterführenden Arbeiten von FLEISCHER sind leider nicht berücksichtigt. 3. Nase und Nebenhöhlen. Den Abschluß bildet eine wertvolle Zusammenfassung unserer heutigen Kenntnisse zum Thema „Schädelwachstum“. Dem Buch ist ein Schrifttumverzeichnis (20 S.) beigegeben, das die Literatur in englischer Sprache recht vollständig berücksichtigt, allerdings deutschsprachige Arbeiten nach 1930 fast ganz übergeht (es finden sich 2 Zitate). Bedauerlicherweise wird damit auch eine Reihe von Problemkreisen, die in einer allgemeinen Craniologie berücksichtigt werden sollten, ausgeschlossen (Einfluß der Körpergröße auf die Schädelform, Allometrie, Domestikationseinfluß, Entwicklung der Fenestra rotunda und ihrer Umgebung, neue Deutungen über die Schädelbasisform und deren Gestaltwandel etc.). Sieht man von diesem Mangel ab, so liegt für die behandelten Teilgebiete eine nützliche Gesamtdarstellung vor, die in erfreulicher Weise über typologisch-deskriptive Darstellungen hinausführt und die besprochenen Themen zu einem Gesamtbild integriert.

Das Buch ist in einer knappen, gut lesbaren Sprache abgefaßt. Die Ausstattung und die Qualität der Abbildungen sind ausgezeichnet. D. STARCK, Frankfurt/M.

WILSON, D. E.; GARDNER, A. L.: **Proceedings Fifth International Bat Research Conference.** Lubbock, Texas: Texas Tech Press 1980. 434 pp. US $ 16.–, zzgl. 2.– $ Auslandszustellung.

Die 5. Internationale Fledermausforschungskonferenz wurde 1978 zusammen mit dem 9. Nordamerikanischen Fledermausforschungssymposium an der Universität von New Mexico ausgerichtet.

Im Berichtsband werden in 41 Beiträgen Forschungsergebnisse aus morphologischen, taxonomischen, chorologischen, ethologischen und physiologischen Arbeiten vorgelegt. Außerdem wird neben neueren Erkenntnissen über die Echoortung ein umfangreicher Raum den Problemen des Fledermausschutzes gewidmet. Dieses Themenspektrum zeigt die Breite der augenblicklichen Fledermausforschung.

Zwei Arbeiten, die zum Verständnis der Echoortung auf morphologischer Basis beitragen können, berichten über die Struktur der Cochlea bei Neuweltfledermäusen und über den Verlauf der Gehörbahnen im Stammhirn. Eine weitere morphologische Arbeit diskutiert die Bedeutung des Unterarmprofils, des Vorderhautlappens und der Flughautbehaarung speziell am Flügel der Molossidae. Es werden in dem Beitrag aber auch Flügelflächenwerte von Arten weiterer 8 Familien mitgeteilt, die eine vergleichende Diskussion über Flügelbau und Fluggeschwindigkeit erlauben. Die Beiträge zur Taxonomie und zur Verbreitung beziehen sich auf die Arten *Plecotus austriacus, Plecotus auritus* und *Rhinolophus ruwenzorii.*

Über die Gefährdung und den notwendigen Schutz von Fledermausarten wird aus Australien, Deutschland, den Niederlanden und den USA berichtet. Da der Bestand der Fledermäuse weltweit bedroht ist und der Status von nur ca. 3 % der Chiroptera-Fauna hinreichend gut bekannt ist, wird in einem Vortrag eine globale Schutzstrategie entworfen. Von den bekannten Arten haben sich nur zwei, *Desmodus rotundus* in Lateinamerika und *Rousettus aegyptiacus* in Israel, derart vermehrt, daß sie sich zu einer Plage entwickelten.

Das Auffinden der Fledermäuse in der freien Natur bereitet oft beträchtliche Schwierigkeiten. In den letzten Jahren haben sich Fledermausdetektoren bewährt, die das Auffinden erleichtern. In einem Vortrag werden 3 Detektortypen vorgestellt und Neuentwicklungen beschrieben.

Innerhalb des phylogenetischen Symposiums beschäftigen sich 6 Vorträge auf vergleichender morphologischer Grundlage (Gehörorgan, visuelles System, Vomeronasalregion, Molarflächenmuster, Penialmorphologie, Fetalmembran) mit der Chiroptera-Phylogenie. Dabei stand die Frage nach der verwandtschaftlichen Stellung der Megachiroptera zu den Mikrochiroptera im Vordergrund. Mehr oder weniger zurückhaltend wird dazu die Meinung zur Diskussion gestellt, daß die Megachiroptera mehr mit den Dermoptera und den Primaten verwandt sind als mit den phänotypisch sehr ähnlich gestalteten Mikrochiroptera.

Das ökophysiologische Symposium umfaßt Vorträge über den Energiehaushalt. Fledermäuse sind auf diesem Gebiet bisher relativ wenig untersucht worden. Die umfassendsten Daten, die in einem Vortrag zusammengefaßt werden, liegen offenbar über einige Arten der Gattung *Myotis* vor. Eine weitere Arbeit gibt eine wertvolle, umfangreiche Literaturübersicht über das Tagesenergiebudget (DEB) freilebender Fledermäuse. Zu diesen den Energiehaushalt behandelnden Vorträgen tritt einer, der Form und Funktion der Fledermausniere beschreibt und eine Auswertung unter ökophysiologischen Gesichtspunkten vornimmt. Dabei ergibt sich, daß die Fähigkeit zur Urinkonzentrierung beträchtlich ist, was als Kompensation zum Wasserverlust durch Respiration und Flughaut gesehen wird.

In einem weiteren Vortrag stehen Fragen nach dem Energieaufwand des Fluges, seiner Beeinflussung durch Körpergewicht und Fluggeschwindigkeit sowie nach der Ökonomie des Fledermausfluges im Vergleich zum Vogelflug im Vordergrund. Die mitgeteilten Meßwerte wurden an 3 Arten *(Phyllostomus hastatus, Pteropus gouldii* und *Pt. poliocephalus)* in Windkanalexperimenten gewonnen. Auf folgende Ergebnisse sei hier hingewiesen: Die während des Fluges anfallende metabolische Wärmelast wird zu 86 % über die Haut ausgeglichen. Die Inspiration erfolgt entgegen den Erwartungen beim Flügelabschlag. Die Atemfrequenz steigt zu Flugbeginn abrupt an und verringert sich ebenso plötzlich nach Beendigung des Fluges. *Phyllostomus hastatus* besitzt eine Blutsauerstoffkapazität, die 40 bis 50 % über der eines Vogels oder eines nicht flugfähigen Nagetieres liegt.

Von Bedeutung für die Biologie einzelner Fledermausarten sind die Vorträge über die circadiane Aktivität neotropischer Fledermäuse, Beobachtungen über die Jugendentwicklung von *Desmodus rotundus*, über die verzögerte Implantation bei *Miniopterus schreibersii natalensis* und über die Schlafplatzökologie bei *Rhinopoma kinneari.*

Da die Herausgeber neben der ausführlichen Vortragswiedergabe auch die zum Teil umfangreichen Literaturübersichten zum Druck zuließen, entstand ein Berichtsband, der auf Grund seiner Informationsfülle sicher häufig benutzt werden wird. Interessenten können den Konferenzbericht beziehen durch Texas Tech Press, Sales Office, Texas Tech University Library, Lubbock, Texas 79409, U.S.A.

R. Schröpfer, Osnabrück

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 212,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 39,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.




SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON D.C.




SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00953 1047